
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE

ARCHIV

FÜR

ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
2. DIREKTOR DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM



SECHZEHNTER BAND

MIT 75 TEXTFIGUREN UND 26 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1922

Inhalt des sechzehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben am 25. Oktober 1921

Zweites Heft

Ausgegeben am 7. März 1922

Drittes Heft

Ausgegeben am 11. April 1922

Viertes Heft

Ausgegeben am 29. September 1922

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
2. DIREKTOR DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM



SECHZEHNTER BAND
ERSTES HEFT
MIT 15 TEXTFIGUREN UND 11 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 25. OKTOBER 1921



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1921

Preis: M. 188.—
(einschl. Verleger-Teuerungszuschlag)

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem,** Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.—* für den Druckbogen und 40 Sonderdrucke. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und *druckfertig* einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und diese müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besonderen* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 1. Heftes.

Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen (bei Emyda granosa) im polarisierten Licht.

Von
Prof. **Dr. W. J. Schmidt,**
Zoologisches Institut, Bonn.

(Mit 4 Abb. auf Tafel I u. II).

V. v. Ebner hat in seinem grundlegenden Werke »Untersuchungen über die Anisotropie organisierter Substanzen«[1]) auch die Erscheinungen der Doppelbrechung an geschichteten Epithelien, insbesondere an der Cornea des Schweines, einer eingehenden Prüfung unterzogen. Er ging dabei von der Überlegung aus, daß in den tiefsten Epithelschichten beim Wachstum immer neue Elemente zwischen die älteren eingeschaltet werden, wodurch aus ursprünglich mehr kugeligen Zellen infolge des überwiegenden Seitendrucks senkrecht zur Epithelfläche verlängerte Zellen entstehen müssen. Werden diese durch nachrückende Elemente in die Höhe gedrängt, so sind sie hier dem Widerstand der darüber liegenden, seitlich fest zusammenhaltenden Zellschichten ausgesetzt, wodurch der Seitendruck in einen Vertikaldruck übergeht, der in einer zur freien Epithelfläche hin zunehmenden Abplattung der Zellen seinen Ausdruck findet. Denkt man sich den Seitendruck, der in den tiefen Epithelschichten vorwiegend herrscht, durch einen dazu senkrecht gerichteten Zug — also in der Längsrichtung der basalen Epithelzellen — ersetzt, so muß gemäß der gewöhnlich bestehenden Beziehung zwischen Dehnung und Doppelbrechung die tiefste Epithelschicht positiv einachsig doppelbrechend sein, mit Richtung der optischen Achse senkrecht zur Epithelfläche, die oberen Schichten dagegen bei der Umkehrung der Druck- bzw. Zugverhältnisse negativ einachsig doppelbrechend erscheinen bei gleicher Orientierung der optischen Achse: in der Mittelschicht des Epithels, in der ein Übergang vom Seitendruck zum Vertikaldruck stattfindet, muß eine Zone bestehen, in welcher der Druck annähernd

[1]) Leipzig. 1882.

nach allen Richtungen hin derselbe ist, somit kein merklicher Grad der Doppelbrechung vorhanden sein kann.

In der Tat ergab die Beobachtung bei gekreuzten Nikols die erwarteten Erscheinungen, und insbesondere zeigte der Querschnitt des Corneaepithels, über einer Gipsplatte Rot I. O. untersucht, tiefe und oberflächliche Schicht in entgegengesetzter Färbung und durch eine sehr schmale, neutrale Zone getrennt: parallel zum Hauptschnitt der Gipsplatte orientiert, erschien die äußere Zellage in steigenden, die tiefe in sinkenden Interferenzfarben; senkrecht zu ihm herrschte das umgekehrte Verhalten. Entsprechende Befunde ergab auch die Cornea des Frosches, die eine relativ breite neutrale Zone aufwies. v. Ebner bemerkt, daß diese Beobachtungen auch an alkoholbehandelten Präparaten angestellt werden können, hier jedoch manchmal die tiefen Schichten des Epithels ihre Doppelbrechung verlieren.

Verwickeltere Erscheinungen bot die Epidermis des Menschen dar: obwohl senkrechte Schnitte von der frischen Planta pedis sich unter keinem Azimut neutral erwiesen, so ließ sich doch nicht verkennen, daß die Hornschicht dann das Maximum der Helligkeit sinkender Farben zeigte, wenn die Tangente ihrer gewellten Schichten senkrecht zum Hauptschnitt der Gipsplatte steht, steigender in der dazu senkrechten Lage. Die Hornschicht wirkt also auch hier im Querschnitt negativ in bezug auf die Normalen ihrer Schichten. Und bei den tiefen Lagen der Schleimschicht ist eine verhältnismäßig positive Wirkung in bezug auf die langen Durchmesser der Basalzellen vorhanden. Somit finden sich auch hier prinzipiell dieselben Verhältnisse wie am Querschnitt der Cornea. Daß Horizontalschnitte nicht optisch neutral sind, wie es die Theorie verlangt, wenn die optische Achse senkrecht zur Epithelfläche orientiert sein soll, ist schon deshalb nicht verwunderlich, weil die Hornschicht einen welligen Verlauf hat und daher in Flächenansicht unter den verschiedensten Winkeln gegen die Oberfläche orientiert sein muß.

Untersuchungen an isolierten Zellen brachten v. Ebner zur Überzeugung, daß — wenn auch häufig für eine einzelne Zelle keine Stellung gefunden werden kann, in der sie beim Drehen zwischen den Nikols ganz neutral ist — die Epidermiszellen stets verhältnismäßig positiv wirken in bezug auf ihren längeren Durchmesser, also steigende Farben zeigen, wenn dieser dem Hauptschnitt der Gipsplatte parallel steht, sinkende bei zur früheren senkrechten Orientierung; besitzt die Zelle keinen bevorzugten Durchmesser, so erscheint sie nahezu neutral. So findet der verschiedene optische Charakter von tiefer und oberflächlicher Epithelschicht auch aus dem Verhalten der einzelnen Zellen seine Erklärung.

»Da die Zellformen direkte Folgen des Druckes sind, so würde in diesen optischen Eigenschaften auch die Wirkung des Druckes direkt zum Ausdruck kommen« (v. Ebner). So sieht v. Ebner denn in dem Umstande, daß ein und derselbe histologische Elementarbestandteil im Verlauf des Wachstums den optischen Charakter ändert, eine hinreichend verwickelte Forderung, um für diesen speziellen Fall als Prüfstein der Spannungstheorie gelten zu können. Deren wesentlicher Inhalt läßt sich in den Satz fassen, daß die Doppelbrechung organisierter Substanzen auf einer bestimmten Orientierung ihrer »Moleküle« beruht, die durch Zug- und Druckkräfte während der Entstehung bzw. des Wachstums des betreffenden Gewebes herbeigeführt wurde. Soweit erfreut sich die Theorie wohl heute allgemeiner Zustimmung, während die Frage, ob die einzelnen kleinsten Teilchen (Micellen Nägelis) auch an sich doppelbrechend sind, diese Eigenschaft aber durch ihre regellose Lagerung im ungeordneten Zustande nicht zur Geltung kommen kann, noch keine einheitliche Beantwortung gefunden hat[1]).

Der Grad der Doppelbrechung einer Epithelzelle ist nicht nur vom Drucke bestimmt, dem sie während einer bestimmten Wachstumsperiode ausgesetzt war, sondern auch von ihrem größeren oder geringeren Wasserreichtum abhängig, so daß es begreiflich wird, wenn eine verhornte Epidermis viel stärkere Doppelbrechung zeigt als ein weiches Zylinderepithel (v. Ebner). —

Seitdem Ranvier als erster auf die faserige Struktur der menschlichen Epidermiszellen aufmerksam gemacht hat, ist durch die Untersuchungen zahlreicher späterer Forscher sicher gestellt worden, daß die aus einer Zelle mittels der Zellbrücken in die andern eintretenden Fibrillen (»Plasmafasern«) in ihrer Gesamtheit ein gesetzmäßig aufgebautes Fasersystem darstellen. Seine mechanische Bedeutung im einzelnen zu begründen, hat zunächst Kromayer[2]) versucht. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Epidermis in der Anordnung der Plasmafasern eine »funktionelle Struktur« besitzt, die ihr nicht nur Zug- sondern auch Druckfestigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen scheerende Wirkung verleiht, obwohl die Protoplasmafaser wesentlich nur eine ausnutzbare Zugfestigkeit in ihrer Längsrichtung hat. Es ist aber hier in ähnlicher Weise wie bei manchen bindegewebigen Strukturen die Aufgabe gelöst, aus einem zugfesten Material ein druckfestes Gebilde herzustellen. Wenn

[1]) Vgl. Biedermann, Physiologie der Stütz- und Bindesubstanzen in: Handb. vgl. Physiol. III. Bd., Jena 1914.

[2]) Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen in: Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 8, 1899.

auch die Deutungen von Kromayer nicht in allen Einzelheiten allgemeinen Beifall gefunden haben, indem über die feineren Anordnungsverhältnisse der Fasern Meinungsverschiedenheiten bestehen[1]), so wird doch durchweg angenommen, daß die Fasern in der Richtung der im Gewebe vorherrschenden Zugspannungen liegen und zugleich derart angeordnet sind, daß sie äußerer mechanischer Beanspruchung Widerstand zu leisten vermögen. Demnach gehören die Plasmafasern zur allgemeinen Kategorie der Widerstandsfibrillen, Tonofibrillen Heidenhains[2]). Nach Heidenhain entstehen die für die Tonofibrillen maßgeblichen Spannungen durch den internen Wachstumsdruck, (Zellteilung, Materialverschiebung, gegenseitige Pressung der Zellen im Epithel) und sie insubstanziieren sich durch die Fasersysteme (a. a. O. S. 691).

Über zahlreiche Formen ausgedehnte Forschungen[3]) haben erwiesen, daß die Ausbildung von Tonofibrillen eine allgemeine Erscheinung in der Wirbeltierepidermis darstellt, und wenn auch bei den einzelnen Objekten sich Unterschiede zeigen, so dürfte doch im allgemeinen der Faserverlauf derart sein, daß er in den tiefen Schichten des Stratum Malpighii senkrecht zur Epithelfläche gerichtet ist, in den oberen allmählich in horizontale Lagerung übergeht und schließlich der Fläche der Oberhaut parallel zieht. Heidenhain hat ein Schema gegeben, das diese Auffassung in allgemeinster Fassung zur Darstellung bringt (a. a. O. Fig. 584 S. 970). Es sei noch bemerkt, daß auch in der Hornschicht die Tonofibrillen erhalten, wenngleich nur schwer oder undeutlich nachweisbar sind: Weidenreich[4]) läßt die »Membran« der Hornzellen durch Umwandlung des fibrillären Exoplasmas der Zellen des Stratum Malpighii entstehen und das Fibrillennetz im Zellinnern ist nach ihm durch die persistierenden Protoplasmafasern gebildet. Der gleiche Autor weist darauf hin, daß die Zusammensetzung der »Hornmembran« aus einzelnen Fasern an ihrem streifigen Charakter erkannt werden kann, auf den auch bereits Koelliker, Rabl und Ranvier aufmerksam gemacht hätten (a. a. O., S. 211). —

Nach den vorstehenden Ausführungen wird die Form der Epidermiszellen und die Anordnung der Tonofibrillen durch die

---

[1]) Vgl. Schridde, Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermiszellen, in Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67, 1905, S. 291.

[2]) Vgl. M. Heidenhain, Plasma und Zelle, Bd. I, 2, Jena 1911.

[3]) Siehe z. B. Studnička, Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten, in: Anat. Hefte Bd. 39, 1909.

[4]) Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56, 1900, S. 169.

gleichen Momente, nämlich im Gewebe entstehende Spannungen, bestimmt. Wenn diese Spannungen aber Doppelbrechung hervorrufen, dann ist zu erwarten, daß die Tonofibrillen vor allem Anisotropie aufweisen müssen, da sie ja aus der Gesamtheit des Zellplasmas als die der größten mechanischen Beanspruchung unterliegenden Teile herausdifferenziert werden.

Von dieser Voraussetzung ausgehend prüfte ich zunächst die Epidermis des Menschen in polarisiertem Licht. Aber ich konnte hier nur das durch v. Ebner beschriebene Verhalten der größeren Epidermisabschnitte bestätigen, dagegen nichts von Tonofibrillen erkennen. Das Tonofibrillensystem ist beim Menschen zwar sehr reichlich entwickelt, aber seine einzelnen Fasern sind überaus fein und dicht miteinander verwoben, so daß es zu ihrer sicheren Unterscheidung sehr dünner Schnitte bedarf. Diese zeigen aber entsprechend der geringen Schicht doppelbrechender Masse, die zur Wirkung kommt, nur sehr schwache Erscheinungen im Polarisationsmikroskop, zumal ja auch der Grad der Doppelbrechung des wasserreichen Stratum Malpighii kein besonders hoher sein kann.

Bei meinen Studien am Integument der Reptilien stieß ich aber auf ein Objekt, das sich für den gewünschten Zweck hervorragend geeignet erwies, die Epidermis der Weichschildkröte *Emyda granosa* Schoepff; vornehmlich habe ich mich an die Oberhaut des Panzers gehalten, daneben auch die der Lippenanhänge geprüft, die ebenfalls für Untersuchung in polarisiertem Licht brauchbar ist.

Im Gegensatz zu der Mehrzahl der Schildkröten bilden die Trionychiden, zu denen *Emyda* gehört, kein eigentliches Schildpatt auf ihrem Panzer; ihre Hornschicht bleibt vielmehr dünn und so weich, daß man mit dem Fingernagel Eindrücke darin hervorrufen kann. Auch ist die Oberhaut des Panzers hier nicht in einzelne Hornschilder gegliedert, sondern überzieht ihn als eine einheitliche, glatte Decke.

Ehe ich auf die Beobachtungen in polarisiertem Licht eingehe, soll der Bau der Epidermis kurz an Hand von Eisenhämatoxylinpräparaten (Schnittdicke 7,5 μ) geschildert werden. Die an ihnen gewonnenen Erfahrungen ermöglichen oder erleichtern wenigstens die Deutung der Bilder, die das Polarisationsmikroskop gibt.

Die Gesamtdicke der Epidermis beträgt 75 μ, davon entfallen auf die Hornschicht etwa 20 μ, also ungefähr ein Drittel. Das Stratum Malpighii besteht aus einer untersten Lage basaler Zylinderzellen und mehreren (4—5) Schichten polyedrischer, allmählich nach oben hin im Schnitte horizontal-spindelförmiger Zellen. Die Hornschicht geht ziemlich unvermittelt aus der Keimschicht hervor; bei schwächeren Vergrößerungen

zeigt sie eine feine Horizontalstreifung, die sich unter starken Objektiven in einzelne, nach außen hin immer dünner werdende, sehr stark abgeplattete, also im Querschnitt der Haut strichförmige Zellen auflöst.

Durch die ganze Epidermis hindurch bis in die äußersten Teile der Hornschicht hinein lassen sich Interzellularräume beobachten, welche die Zellen voneinander trennen. Im Stratum Malpighii ziemlich groß, werden sie in der Hornschicht zu sehr feinen, nur an dünnen Schnitten wahrnehmbaren Spalten. Die genannten Zellücken werden überall von Interzellularbrücken durchsetzt. Seitlich zwischen den basalen Zellen erscheinen sie als dünne einfache Fäden, im größten Teile des Stratum Malpighii aber treten in ihrer Mitte die bekannten Anschwellungen, die Bizzozeroschen Knötchen. auf. In der Hornschicht sind die Zellbrücken entsprechend dem geringen Abstand der Elemente kurz, fast punktförmig und daher lassen sich nur im untern Teile dieser Lage Mittelknötchen wahrnehmen. Auf Horizontalschnitten durch die Epidermis bieten sich die Zellbrücken als Punktierung der Zelloberfläche dar.

Tonofibrillen finden sich in der basalen Zellschicht kräftig entwickelt, und zwar besitzt jede Zelle einen peripheren Mantel von Fasern; Flachschnitte durch die unterste Zellage zeigen daher jedes Element von einem Kranz von Punkten eingesäumt, der die Querschnitte der Tonofibrillen darstellt; vereinzelte dünnere Fibrillen treten auch mehr nach der Mitte der Zelle auf. Einzelne Zellen der basalen Schicht zeichnen sich durch eine besonders starke Ausbildung der Tonofibrillen aus: bei Eisenhämatoxylinfärbung werden sie im ganzen tief geschwärzt; sie sind auch schlanker als die Mehrzahl der übrigen Elemente der gleichen Zone und ragen wohl etwas weiter wie ihre Nachbarn in die Lage der polyedrischen Zellen mit ihren oberen, zackig ausgeschnittenen Enden hinein. Diese Zellen stehen in ziemlich regelmäßigen Abständen voneinander, und an ihrer Basis setzt eine der das Korium senkrecht durchbrechenden »aufsteigenden Bindegewebsfasern« an. Auf die Art der Verbindung von Epidermis und Kutis soll hier nicht näher eingegangen werden; sie wird hauptsächlich durch die genannten aufsteigenden Fasern bewerkstelligt.

Die Tonofibrillen der basalen Zellen treten durch die Zellbrücken an ihrem oberen Ende in die darüber gelegenen polyedrischen Elemente ein. Auch in dieser Schicht halten sie wesentlich die Richtung senkrecht zur Fläche der Epidermis bei. Im allgemeinen sind sie hier ziemlich zart, doch lassen sich kräftigere Bündel durch mehrere übereinander gelegene Zellen hindurch verfolgen. Die Zellbrücken, die den Fibrillen solcher Bündel zum Durchtritt dienen, sind wesentlich dicker als die übrigen. Die genannten Bündel von Tonofibrillen gabeln sich unter

spitzem Winkel öfter, indem sie den Zellkernen ausweichen; dabei treten Teile benachbarter Bündel miteinander zusammen, so daß eine Umschaltung der Fibrillen statthat. Untersucht man die polyedrischen Zellen von der Fläche, d. h. an Horizontalschnitten der Haut, so lassen sich die als dunkle scharfe Punkte auf ihrer Oberfläche erscheinenden Zellbrücken in das Innere der Zelle hinein weiter verfolgen: der Zelleib ist übersät von zarten, dichtstehenden Punkten, den Querschnitten der Tonofibrillen; in der unmittelbaren Nähe des Kernes kann man gelegentlich kräftigere und stärker gefärbte Fibrillenquerschnitte wahrnehmen, die ihn umsäumen.

In der schmalen Übergangszone vom Stratum Malpighii zur Hornschicht findet, mit ziemlich unvermittelter Abplattung der Zellen, die Richtungsänderung der Tonofibrillen statt. Indem nämlich bei der Abflachung der Zellen, ihre obere und untere Fläche sich einander nähern, legen sich die ursprünglich senkrecht zur Epidermisfläche gerichteten Tonofibrillen horizontal um. An solchen Zellen aus dem Lippenepithel war deutlich wahrzunehmen, daß jedes Zellschüppchen aus dicht aneinander gepreßten, leicht wellig verlaufenden und streckenweise miteinander verklebenden Tonofibrillen besteht, die im ganzen der Oberfläche des Epithels parallel ziehen. Betrachtet man derartige Elemente von der Fläche, so kann man feststellen, daß die Tonofibrillen in unregelmäßigem Abstand den im Schwinden begriffenen Kern umkreisen, wobei sie stellenweise zu dickeren Fibrillen verschmelzen. In der nächsten Nähe des Kernes sieht man auch im Flächenbild häufig noch Querschnitte von Fasern. Offenbar verhindert der Kern, der zunächst die Mitte der Zelle noch leicht vorwölbt, daß hier die Tonofibrillen vollkommen horizontal umgelagert werden. Die Interzellularbrücken durchsetzen in der Hornschicht wie überall den Raum zwischen benachbarten Zellen auf kürzestem Wege, d. h. bei der starken Abplattung der Hornzellen annähernd senkrecht zur Epithelfläche. Die horizontal verlaufenden Tonofibrillen der Hornzellen treten daher fast unter rechtem Winkel an sie heran. In den äußersten Lagen der Hornschicht lassen sich keine Tonofibrillen mehr feststellen; doch kann ihr Vorkommen füglich nicht bezweifelt werden; mit der zunehmenden Abplattung der Zellen werden sie immer mehr aufeinander gepreßt und daher optisch nicht mehr so leicht isolierbar; auch nimmt mit dem Fortschreiten des Verhornungsprozesses ihre Färbbarkeit ab[1]).

Die Untersuchungen in polarisiertem Licht habe ich an 15 μ dicken, ungefärbten, in Balsam eingeschlossenen Schnitten angestellt;

[1]) Inbetreff weiterer Einzelheiten und Abbildungen vom Bau der Epidermis vgl. meine Arbeit: »Die Panzerhaut der Weichschildkröte Emyda usw.« im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 95, Abt. I.

das hierzu benutzte Material war gut in Alkohol konserviert. Bei dieser Schnittdicke erwies sich die Doppelbrechung hinreichend stark, während gleichzeitig noch Einzelheiten erkannt werden konnten. Dünnere Schnitte (von 7,5 μ) gaben nur flaue Bilder; an dickeren Schnitten trat die allgemeine Gliederung der Epidermis womöglich noch schöner hervor, aber zum Studium von zellulären Details waren diese Präparate nicht gut brauchbar. Als Polarisator diente mir ein in den Blendenträger des Abbeschen Apparates eingehängter Nicol mit schrägen Endflächen, als Analysator ein dem Okular aufgesetzter Hutnikol. Ein Gipsplättchen Rot I. O. wurde dem Polarisator nach Bedarf aufgelegt. Die Bilder mit dieser Zeissschen Einrichtung waren von befriedigender Schärfe, wenngleich das Arbeiten mit einer solchen Einrichtung mancherlei Unbequemlichkeiten bietet. Um die erforderliche Helligkeit der Bilder bei den für die folgenden Untersuchungen nötigen hohen Vergrößerungen zu erreichen, muß man den Kondensor des Abbeschen Apparates einschalten und genau einstellen, ferner eine sehr helle Lichtquelle benutzen: als letzte diente mir eine Liliputbogenlampe von Leitz, deren Lichtintensität gelegentlich durch eine in den Blendenträger eingelegte Mattscheibe gemildert wurde.

Orientiert man einen solchen Schnitt der Haut von *Emyda granosa* bei gekreuzten Nikols derart, daß seine Außenkante sich in Diagonalstellung zu den Polarisationsebenen (NN u. $N_1 N_1$) befindet, so leuchten unter schwächerer Vergrößerung in der Epidermis zwei verschiedene Zonen hell auf (Fig. 1 Taf. I). Die äußere (H), die ungefähr ein Drittel von der Gesamtdicke des Epithels ausmacht, erscheint sehr hell und fein horizontal gestreift; gegen die Oberfläche der Epidermis hin schneidet sie sehr scharf und fast geradlinig ab, nach innen zu ist ihre Begrenzung weniger bestimmt und nimmt ihre Helligkeit langsam ab. Lage und Ausdehnung der genannten Zone lassen ebenso wie ihre feine Horizontalschichtung erkennen, daß es sich um die Hornschicht handelt, was auch durch vergleichende Betrachtung desselben Schnittes in gewöhnlichem Licht bei starker Abblendung oder gefärbter Präparate sicher gestellt werden kann. Die innere Zone (M, Fig. 1 Taf. I), die also dem Stratum Malpighii angehören muß, nimmt ungefähr die Hälfte von der gesamten Epitheldicke ein, sie leuchtet weniger hell und ist sehr zart und dicht und zwar senkrecht zur Epithelfläche gestreift. Ihr unterer, an die Kutis angrenzender Rand verläuft leicht wellig, ist aber durchaus bestimmt abgeschlossen, indem die genannte Streifung ganz unvermittelt aufhört. Weniger scharf abgesetzt ist der obere Rand dieser Lage; er geht vielmehr allmählich in eine dritte dunkle, also optisch inaktive Zone (J) über, welche

somit die Hornschicht von der letztbeschriebenen gestreiften Schicht sondert; nur hier und da sind in der dunklen Zone schwach erhellte Stellen sichtbar.

Werfen wir auch einen Blick auf das Verhalten der Lederhaut in polarisiertem Licht. Sie besteht aus horizontal angeordneten Bindegewebslagen, die von zahlreichen senkrecht aufsteigenden, mit dem Epithel in Verbindung tretenden Fasern (s. o.) durchsetzt werden. Jede der horizontalen Lagen enthält dabei parallel verlaufende kollagene Faserbündel, die in der diagonalen Richtung des Körpers ziehen, aber von Schicht zu Schicht um 90° gekreuzt sind. Der vorliegende Schnitt ist derart geführt, daß er den einen Teil dieser Fasern quer trifft, die andern somit in die Schnittebene hineinfallen. So wechseln dann im Bilde immer quer und längs getroffene Faserbündel schichtenweise miteinander ab.

Da die Bindegewebsfasern positiv einachsig doppelbrechend sind mit Richtung der optischen Achse in der Längsachse der Faser, werden sie im Querschnitt (und zwar unter allen Azimuten) optisch inaktiv sein, also zwischen gekreuzten Nikols dunkel bleiben. So sieht man denn auch in unsrem Schnitte (Fig. 1 Taf. I), die quer getroffenen Faserlagen (*Q*) dunkel; die helle Streifung, die sie zeigen (senkrecht zur freien Fläche der Haut), wird durch die senkrecht aufsteigenden Fasern (*S*) bedingt, die sich bei der gewählten Orientierung in Diagonalstellung zu den Polarisationsebenen befinden; das letzte gilt auch von den längs getroffenen Faserlagen (*L*), die als helle, leicht gewellte, horizontal gestreifte Schichten erscheinen. Die Lagen der Kutis nehmen nach der Epidermis hin an Stärke ab, so daß man die längs getroffenen Fasern nahe dem Epithel nur noch als dünne helle Linien beobachten kann. Auf einige weitere Eigentümlichkeiten des Aufbaues der Kutis soll hier nicht näher eingegangen werden: ihr Verhalten im polarisierten Licht wird uns aber später nochmals beschäftigen.

Dreht man den Schnitt zwischen gekreuzten Nikols in der Ebene des Objekttisches um 360°, so wird er viermal hell und dunkel, und zwar werden beide bei der erstgenannten Orientierung aufleuchtenden Schichten der Epidermis gleichzeitig und fast vollkommen dunkel, und zwar dann, wenn die freie Kante des Schnittes einer Polarisationsebene parallel verläuft. Diese Gleichmäßigkeit und Vollständigkeit der Auslöschung beweist, daß in jeder der beiden Zonen die Anordnung der doppelbrechenden Bestandteile hinsichtlich ihrer Schwingungsrichtungen in weitgehendem Maße übereinstimmen muß.

Legen wir nun ein Gipsplättchen Rot I. O. in der üblichen Anordnung über den Polarisator und zwar derart, daß die große Achse

seiner Elastizitätsellipse[1]) so zu den Polarisationsebenen verläuft, wie es in den Abbildungen durch einen Pfeil markiert ist. Orientieren wir jetzt den Schnitt so, daß seine freie Kante diagonal zu den Polarisationsebenen und rechtwinklig zur Achse größter Elastizität im Gipsplättchen steht, so läßt sich folgendes feststellen. Die Hornschicht (*H*, Fig. 3 Taf. II) und die innere optisch aktive Schicht der Epidermis (*M*) erscheinen in entgegengesetzten Interferenzfarben und zwar die Hornschicht (*H*) in sinkender Farbe (Gelb I. O.), das Stratum Malpighii dagegen in steigender Farbe (Blau II. O.). Die intermediäre Schicht (*J*, Fig. 3, Tafel II), die ohne Gipsplättchen dunkel blieb, zeigt jetzt den neutralen, roten Ton des Gesichtsfeldes. Diese rote Farbe sieht man auch sehr deutlich zwischen den einzelnen senkrechten blauen Streifen des Stratum Malpighii. Dreht man nun das Präparat um 90°, so daß die freie Kante des Schnittes mit der Richtung der großen Achse in der Elastizitätsellipse des Gipsplättchens zusammenfällt, so bietet sich nunmehr die Hornschicht in steigenden (blau), das Stratum Malpighii in sinkenden Farben (gelb) dar; die intermediäre Schicht bleibt unverändert rot.

Für die Lederhaut gilt folgendes: Kreuzt die freie Kante des Schnittes rechtwinklig die große Achse der Elastizitätsellipse im Gips, so nehmen die längs getroffenen Lagen sinkende Farben, die senkrecht die Kutis durchsetzenden Fasern steigende an, während die quer getroffenen den neutralen Gipsgrund zeigen. Dabei lassen sich die senkrecht aufsteigenden Fasern besser als ohne Gipsplättchen im Schnitt bis zur Epidermis verfolgen (Fig. 3, Taf. II).

Die bisherigen Beobachtungen an der Epidermis von *Emyda granosa* bestätigen also durchaus die Befunde v. Ebners an der Cornea des Schweines und der menschlichen Oberhaut: Hornschicht und Stratum Malpighii erweisen sich am Querschnitt der Haut als doppelbrechend und sind durch eine schmale neutrale Zone voneinander geschieden. Der optische Charakter der beiden doppelbrechenden Anteile der Epidermis ist entgegengesetzt. In bezug auf die Richtung senkrecht zur Epidermisfläche zeigt sich die Hornschicht negativ, das Stratum Malpighii positiv doppelbrechend. Unser Objekt hat vor der Epidermis des Menschen den Vorzug, daß Hornschicht und Malpighiische Schicht durch eine außerordentlich gleichmäßige Orientierung der optischen Achsen ihrer Bestandteile ausgezeichnet sind.

[1]) = Hauptschnitt (Richtung c der Kristallographie); unter Elastizitätsellipse wird, wie bei Biologen üblich, die Druckellipse verstanden!

Es wurde schon erwähnt, daß bei *Emyda* weder Hornschicht noch Stratum Malpighii zwischen gekreuzten Nicols einheitlich hell erscheinen, sondern feinere Strukturen erkennen lassen; wie sind sie zu deuten? Die zarte Streifung des Stratum Malpighii senkrecht zur Epidermisfläche bringt von vornherein den Gedanken nahe, daß sie durch die Tonofibrillen verursacht wird; denn um das Sichtbarwerden einzelner Zellen kann es sich nicht handeln, da die Streifen dafür zu zart sind und viel zu dicht stehen. Diese Auffassung wird durch die Untersuchung der Präparate mit stärkeren Vergrößerungen durchaus gesichert (Fig. 2, Taf. I). In der Gegend der basalen Zylinderzellen sehen wir bei diagonaler Orientierung des freien Schnittrandes zu den Polarisationsebenen kräftig aufleuchtende Fasern, die bündelweise zusammenliegen und, leicht geschwungen, senkrecht emporstreben. Nach unten hin weichen die einzelnen Fasern eines derartigen Bündels etwas auseinander, so daß sie insgesamt den Unterrand der Epidermis in fast geschlossener Anordnung einsäumen. Nach oben hin dagegen neigen sie zusammen und lassen daher zwischen den einzelnen Bündeln längliche Lücken frei, die keine Doppelbrechung zeigen. Offenbar stellen die beschriebenen Fibrillenbündel die Tonofibrillen der basalen Epidermiszellen dar, die gemäß unserer Untersuchung am gefärbten Präparat sich hauptsächlich in der Peripherie der Zelle halten und hier insgesamt eine mantelartige Schicht bilden. Der von ihnen umschlossene, im polarisierten Licht dunkel bleibende Teil der Zellen wird wesentlich vom Kern und der ihn umgebenden Zone fibrillenfreien oder -armen Plasmas gebildet. Somit sind die basalen Zylinderzellen der Malpighiischen Schicht nicht im ganzen doppelbrechend, sondern ihre Doppelbrechung beschränkt sich auf die in ihnen enthaltenen Tonofibrillen.

Zu dem gleichen Ergebnis kommen wir auch bei Untersuchung des oberen Teiles des Stratum Malpighii. Wie bereits gesagt, nimmt hier die Aufhellung zwischen gekreuzten Nicols nach oben hin allmählich ab, und daher ist sorgfältigste Einstellung des Polarisationsapparates und der Beleuchtungsvorrichtung nötig, um die folgenden Beobachtungen machen zu können. Im genannten Niveau der Malpighiischen Schicht lassen sich im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskops zweierlei Strukturen wahrnehmen (Fig. 2, Taf. I): ein System horizontal verlaufender, leicht gewellter Linien, die aus einer Unmenge kleinster Striche zusammengesetzt sind, die alle senkrechten Verlauf zur Epidermisfläche zeigen, und zwischen ihnen befindliche, helle Flächen, die bei genauer Betrachtung eine feine Streifung erkennen lassen, die ebenfalls senkrecht zur Fläche der Epidermis gerichtet ist.

Die gestrichelten, vielfach unterbrochenen Linien halten sich in ziemlich weiten Abständen voneinander und markieren zusammen recht deutlich die Zellgrenzen im oberen Teile des Stratum Malpighii. Unzweifelhaft handelt es sich um die hier kräftig ausgebildeten Zellbrücken. Daß sie nicht im ganzen Umkreis der Zellen sichtbar sind, wird dadurch bedingt, daß sie bei der gewählten Orientierung des Schnittes zumteil mit ihrer Längsachse in die Polarisationsebenen hineinfallen und in dieser Stellung optisch unwirksam sind. Dadurch entstehen die zahlreichen Unterbrechungen der Zellkonturen.

Die hellen fein gestreiften Massen zwischen den Interzellularbrücken sind die im Innern dieser Zellen befindlichen Tonofibrillen. Die von ihnen eingenommenen Flächen werden von zahlreichen rundlichen dunklen Stellen unterbrochen, welche den Kernen entsprechen. Richtet man den Blick auf die Gesamtheit der Tonofibrillen dieser Schicht, so gewahrt man hier und da kräftiger aufleuchtende Züge, die, von den Bündeln der basalen Epithelzellen angefangen, sich durch zwei oder drei Zellagen hindurch verfolgen lassen, eine Erscheinung, die auch das gefärbte Präparat zeigt.

Wie in den unteren Lagen des Stratum Malpighii, so erscheint also auch in den oberen die Doppelbrechung an die Tonofibrillen geknüpft.

Die Hornschicht läßt unter stärkeren Vergrößerungen in polarisiertem Licht deutlich die einzelnen Zellen als streifenförmige, beiderseits sich verjüngende Gebilde unterscheiden (Fig. 2, Taf. I). Vor allem leicht gelingt das an ihrem Unterrand: hier ist bisweilen der Kern in der Zelle als dunkler länglicher Fleck noch sichtbar. Die Interzellularbrücken, die zwischen den Hornzellen bestehen, vermochte ich bei gekreuzten Nikols nicht oder nur sehr undeutlich wahrzunehmen. Andeutungen von Tonofibrillen sind an gefärbten Präparaten in gewöhnlichem Licht, wie schon gesagt, in Flächenansicht der Zellschüppchen bisweilen festzustellen. Im polarisierten Licht erscheint die Hornmasse der einzelnen Zelle aber einheitlich ohne feinere Struktur. Doch dürfen wir nach den vorigen Beobachtungen wohl annehmen, daß auch in der Hornschicht die Tonofibrillen im wesentlichen die Träger der Doppelbrechung sind; dafür spricht ja schon, daß die Stelle des Kernes keine Doppelbrechung zeigt, im fertigen Horn aber die Tonofibrillen den größten Anteil der Masse dieser Zellen darstellen.

Auch die Betrachtung der Präparate bei eingelegtem Gipsplättchen unter stärkeren Vergrößerungen (Fig. 4, Taf. II) ergibt, daß innerhalb des Stratum Malpighii die Tonofibrillen Träger der Doppelbrechung sind. Bei der gewählten Orientierung des Schnittes — die große Achse der Elastizitätsellipse im Gipsplättchen senkrecht zur freien

Kante der Epidermis — erscheinen nur die beschriebenen Faserbündel in der basalen Lage der Malpighii'schen Schicht (*M*) blau, die dazwischen gelegenen Massen geben den roten Ton des Gipsgrundes. Sehr hübsch lassen sich jetzt auch die Fortsetzungen der Tonofibrillen der basalen Zylinderzellen in den höher gelegenen Lagen des Stratum Malpighii als sich gabelnde und wieder miteinander verschmelzende senkrecht zur Epithelfläche emporstrebende Züge wahrnehmen. Auch die Zellbrücken sind sichtbar; doch hielt es schwer, ihre Farbe sicher anzugeben, sie erschienen mir gleich den Tonofibrillen blau, was ja auch zu erwarten ist, da sie deren interzelluläre Fortsetzungen darstellen.

Die intermediäre Schicht (*J*. Fig. 4. Taf. II) erweist sich bei eingelegtem Gipsplättchen unter starken Vergrößerungen nicht ganz optisch neutral, sondern nimmt gelblichen braunen Ton an, hier findet ja die Umordnung der Fasern statt, die zu den Verhältnissen in der Hornschicht überleitet. Auch in ihr sind streckenweise die Interzellularbrücken sichtbar.

Das Stratum corneum (*H*. Fig. 4. Taf. II) ist — bei eingelegtem Gipsplättchen — von feinen roten Linien durchzogen, die den Interzellularräumen entsprechen.

Unsere Untersuchungen haben ergeben, daß die Tonofibrillen (mitsamt ihren interzellulären Fortsetzungen) die Träger der Doppelbrechung in der Epidermis sind. Das zeigte für das Stratum Malpighii die Beobachtung unmittelbar, während für die Hornschicht ein gleiches Verhalten nur unter der Annahme erschlossen werden konnte, daß auch hier die Tonofibrillen erhalten blieben, aber so dicht gelagert sind, daß sie sich optisch nicht mehr einzeln erkennen lassen. Zu diesem letzten Punkte möchte ich noch bemerken, daß es mir an isolierten Hornzellen aus den Krallen von *Uroplatus* schon früher[1]) gelungen ist, in polarisiertem Licht streifige Differenzierungen wahrzunehmen, deren Zwischenräume optisch inaktiv erscheinen; gemäß den Beobachtungen am gefärbten Präparat konnte es sich bei den Streifen nur um Tonofibrillen handeln. Somit findet unsre Annahme betreffend Doppelbrechung der Hornzellen auch Stützen in ihrer Beobachtung in polarisiertem Licht bei andern Objekten.

Übrigens haben auch schon frühere Forscher die Doppelbrechung der Epidermistonofibrillen wahrgenommen, ohne sie als solche anzusprechen: Max Schultze[2]) beschrieb die verwickelten Erscheinungen der Doppel-

---

[1]) Studien am Integument der Reptilien VII, Bau und Entwicklung der Eidechsenkrallen, in: Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 39, 1916. Hier bereits einige allgemeine Bemerkungen über die Doppelbrechung der Epidermis-Tonofibrillen.

[2]) Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polarisierten Licht, in: Müllers Arch. 1861.

brechung an den Kolbenzellen in der Epidermis des Neunauges. Durch spätere Untersuchungen (s. bei Studnicka, a. a. O.) wissen wir aber, daß diese Zellen durch eine besonders mächtige Entwicklung der Tonofibrillen ausgezeichnet sind; deren komplizierte Anordnung bedingt die eigentümlichen Erscheinungen der Kolbenzellen im polarisiertenLicht.

Sehen wir aber in den Tonofibrillen die Träger der Doppelbrechung, so muß sich aus ihrer Anordnung in den verschiedenen Lagen der Epidermis das Verhalten der einzelnen Oberhautschichten im polarisierten Licht ergeben. Der Charakter der Doppelbrechung von fibrillären Bildungen des Tierkörpers (z. B. kollagene Fibrillen) ist durchweg positiv mit Rücksicht auf ihre Längsrichtung. Das gilt auch für die Tonofibrillen der Epidermis: fällt ihre Längsachse mit der Richtung der großen Achse der Elastizitätsellipse im Gipsplättchen überein, so bieten sie steigende Farben dar, wie im Stratum Malpighii deutlich beobachtet werden kann (vgl. Fig. 4, *M*, Taf. II), um 90° gegen die oben beschriebene Lage gedreht, zeigen sie sinkende Farben; parallel den Polarisationsebenen erweisen sie sich optisch neutral. Somit sind die Tonofibrillen positiv doppelbrechend in bezug auf ihre Längsrichtung.

Da aber der Verlauf der Tonofibrillen in den tiefen Lagen des Stratum Malpighii wesentlich senkrecht zur Epidermisfläche gerichtet ist, in der Hornschicht ihr aber parallel geht, somit die Fasern der beiden Schichten um 90° gekreuzt erscheinen, so müssen diese beiden Zonen der Epidermis entgegengesetzte Interferenzfarben zeigen. Wir werden somit nicht wie v. Ebner von einem Wechsel des Doppelbrechungscharakters der Zellen in der Epidermis sprechen; der Charakter der Doppelbrechung des eigentlich optisch aktiven Elements in den Zellen, der Tonofibrillen, ist derselbe geblieben, überall positiv in bezug auf ihre Längsachse; geändert hat sich dagegen nur die Richtung dieser Fibrillen und nur dadurch erscheint der Charakter der beiden genannten Epidermiszonen gegensätzlich. Da die Tonofibrillen wesentlich längs zur größten Dimension der Zellen angeordnet sind, so steht damit v. Ebners Angabe, daß die einzelne Epidermiszelle verhältnismäßig positiv in bezug auf ihren längeren Durchmesser wirkt, durchaus in Übereinstimmung.

Wir dürfen auch annehmen, daß die Tonofibrillen der Epidermis gleich andern faserigen Bildungen des Tierkörpers einachsig doppelbrechend sind; den strengen Beweis dafür, die Feststellung, daß Querschnitte der Tonofibrillen optisch inaktiv sind, und somit in ihrer Längsrichtung eine optische Achse existiert, habe ich nicht erbringen können. Dazu wäre es nötig, allein das Stratum Malpighii, insbesondere die

basalen Zellen in Flächenansicht der Epidermis zu untersuchen; denn nur hier ist die Anordnung der Tonofibrillen so gleichmäßig, daß man hinreichend genaue Querschnitte derselben erwarten kann. Eine Isolation des basalen Anteiles des Stratum Malpighii gelang mir aber nicht.

Untersuchte ich die leicht zu isolierende Hornschicht in Flächenansicht zwischen gekreuzten Nikols, so erwies sie sich nicht als optisch inaktiv (wie es v. Ebner von der Cornea des Schweines schildert), obwohl bei *Emyda* die Momente in Wegfall kommen, die ein solches Verhalten bei der menschlichen Epidermis verständlich machen, nämlich der wellige Verlauf der Hornschicht. Die Hornschicht von *Emyda* erschien unter keinem Azimut völlig dunkel, vielmehr waren überall kleine, wenig helle Stellen bemerkbar, die an Ausdehnung hinter dem Umfang einer Hornzelle zurückblieben und durch entsprechende dunkle Partien voneinander getrennt wurden, so daß das ganze Bild entfernt an eine Schachbrettzeichnung erinnerte. Beim Drehen des Präparates in der Ebene des Objekttisches änderte sich das Bild, indem neue Stellen hell und andre dunkel wurden, aber eine völlige Auslöschung trat niemals ein, und eben so wenig konnte ich ein Helligkeitsmaximum in einer bestimmten Stellung wahrnehmen. Rufen wir uns ins Gedächtnis zurück, daß in den platten Hornschüppchen die Tonofibrillen eine unregelmäßig konzentrische Anordnung zeigen, indem sie den Kern in der Ebene der Abflachung der Zelle umkreisen und somit im wesentlichen dem rundlich-polygonalen Umriß der Zelle parallel verlaufen, so wird verständlich, daß eine einzelne Hornzelle in Flächenansicht zwischen gekreuzten Nikols bei keiner Stellung ganz dunkel erscheinen kann; denn immer werden einzelne Abschnitte der Tonofibrillen sich in Diagonalstellung zu den Polarisationsebenen befinden. Denkt man sich nun viele solcher Schüppchen horizontal übereinander geschichtet, wie es ja in der Hornschicht der Fall ist, so wird ihre Wirkung sich teils aufheben können, wenn die in den verschiedenen Zellen in Frage kommenden Anteile der Tonofibrillen in gleicher Mächtigkeit sich rechtwinklig überkreuzen, teils aber verstärken, wenn sie gleich gerichtet sind. Damit würden sich die hellen (bzw. dunklen) Stellen der Hornschicht in Flächenansicht als das Ergebnis der jeweils an der betreffenden Stelle vorherrschenden Fibrillenrichtung erklären lassen.

Schon mehrfach wurde bemerkt, daß die intermediäre Zone zwischen Hornschicht und Stratum Malpighii stellenweise geringe Spuren von Doppelbrechung im Querschnitt der Haut zeigt. Sie werden vor allem bedingt durch die natürlich auch hier vorhandenen Interzellularbrücken. Stellt man die freie Kante des Schnittes nicht genau in Diagonalstellung zu den Polarisationsebenen, sondern in geringe Abweichung davon, so

lassen sich manchmal mehr Einzelheiten in polarisiertem Licht an dieser Zone wahrnehmen, da nunmehr die hier gelegenen, schräg zur Epidermis emporsteigenden Plasmafasern (Umordnung der Tonofibrillen von der senkrechten zur horizontalen Anordnung) aufleuchten.

Bei der Beschreibung der gefärbten Präparate wurde bereits darauf hingewiesen, daß hauptsächlich die senkrecht aufsteigenden Fasern der Kutis den Zusammenhang von Epidermis und Lederhaut vermitteln, und daß an jenen Stellen, wo diese Fasern ansetzen, eine besonders starke Ausbildung der Tonofibrillen zu beobachten ist. Auch in polarisiertem Licht (Fig. 4, Taf. II) kommt diese Beziehung zwischen aufsteigenden Fasern und Tonofibrillen deutlich zum Ausdruck, indem die bei der gewählten Orientierung des Schnittes blau erscheinenden aufsteigenden Fasern gewissermaßen ihre unmittelbare Fortsetzung in besonders kräftigen Tonofibrillenbündeln der Epidermis finden.

Gelegentlich ist in solchen Fällen von einer Kontinuität der Tonofibrillen und Bindegewebsfasern gesprochen worden[1]). Das darf aber nicht so verstanden werden, als ob keine chemischen (bzw. molekularen) Differenzen zwischen der Substanz der Tonofibrillen und der kollagenen Fasern beständen. Daß vielmehr solche Unterschiede auch im polarisierten Licht nachweisbar sind, geht aus folgendem hervor. v. Ebner[2]) stellte fest, daß der in bezug auf ihre Längsachse positive Charakter der Doppelbrechung von kollagenen Fasern (ferner von Elastin, Chitin, Spongin) umgekehrt wird, wenn diese Objekte (nach vorheriger Entwässerung) mit Nelkenöl (Zimmtöl, Kreosot und ähnlichen vor allem einwertigen Phenolen) behandelt werden. Diese eigentümliche Reaktion scheint auf einem chemischen Vorgang zu beruhen; denn damit wird am einfachsten begreiflich, daß sie einerseits an bestimmte Gewebssubstanzen, anderseits an eine Gruppe von Reagentien geknüpft ist, die der Phenolreihe angehören. Derartige Versuche stellte ich nun mit Nelkenöl und auch mit konzentrierter Lösung von (kristallisierter) Karbolsäure in Alcohol absolutus an. Wie nach den Mitteilungen v. Ebners nicht anders zu erwarten war, trat bei dem Bindegewebe der Kutis die Umkehr des Charakters der Doppelbrechung ein, d. h. wurde etwa ein Schnitt in der Stellung zum Gipsplättchen orientiert wie in Fig. 3 u. 4, Taf. II, so erschienen jetzt die längs getroffenen Lagen in steigenden Farben (blau), die senkrecht aufsteigenden Fasern dagegen

---

[1]) F. Krauss, Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Kutis bei Sauriern und Krokodilen, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67, 1905.

[2]) Über eine optische Reaktion der Bindegewebssubstanzen auf Phenole, in: Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Klasse, Bd. 103, Abt. III, 1894.

im sinkenden (gelb). An der Epidermis fand dagegen keine Umkehr der Färbung statt, und so fanden denn die gelb sich darbietenden senkrecht aufsteigenden Fasern der Kutis ihre intraepidermale Fortsetzung in blau erscheinenden Tonofibrillen, so daß die molekulare Verschiedenheit von kollagenen Fasern und Tonofibrillen in auffälligster Weise sich im Farbenbild ausprägte.

Kehren wir zum Schluß noch einmal zu den Ursachen der Doppelbrechungserscheinungen am Epithel, den Wachstumsspannungen, zurück. Man hat bisher die Wachstumsvorgänge innerhalb der Epidermis in den Vordergrund gestellt, doch darf man ihnen gegenüber die Beziehungen, die sich zwischen Epithel und Lederhaut ausbilden, nicht vernachlässigen. Die stärkere Entwicklung der Tonofibrillen an den Stellen, an welchen aufsteigende Fasern der Kutis ansetzen, ist offenbar durch die Zugwirkung dieser Fasern auf die betreffenden basalen Epidermiszellen bedingt. Auch diese Spannungen werden natürlich durch Wachstumsvorgänge hervorgerufen, die aber nicht einzig der Epidermis, sondern auch dem Korium angehören: gleichsinnig mit dem Seitendruck der Zellen in der basalen Epidermisschicht wirkt hier noch die zwischen Epidermis und Lederhaut bestehende, senkrecht zu ihrer Grenzfläche gerichtete Zugspannung. Daß auch einseitig und nur zeitweise von der Koriumseite her erfolgende Zugwirkungen auf die Epidermis die Ausbildung von Tonofibrillen hervorrufen, konnte ich[1]) für die Haut der Frösche in überzeugender Weise dartun. In der Epidermis der Frösche sind die Tonofibrillen im allgemeinen schwach entwickelt, aber überall dort, wo unmittelbar an das Epithel Muskelzellen angreifen, kommt es in der Ansatzzelle zur Ausbildung eines mächtigen Tonofibrillenstranges, der als eine »Zellsehne« funktioniert.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren stellen Querschnitte durch die Panzerhaut von *Emyda granosa* in polarisiertem Licht dar; die Lederhaut ist nur teilweise wiedergegeben. Die Polarisationsebenen sind durch $N-N$ und N_1-N_1 markiert: die Richtung der großen Achse der Elastizitätsellipse im Gipsplättchen Rot I. O. ist in den Abbildungen 3 und 4 durch einen Pfeil angegeben. Bei Fig. 1 und 3 beträgt die Vergrößerung ungefähr 60 (Zeiss Apochromat 16 mm und Komp.-Okular 4), bei Fig. 2 etwa 500 (Zeiss

[1]) Über die Beziehungen der glatten Muskelzellen in der Haut vom Laubfrosch zum Epithel, in: Anat. Anz. Bd. 51, 1918, ferner: Die Ontogenie der glatten Muskelzellen in der Froschhaut, ein Beispiel für die Differenzierung der Epidermis durch Muskelzug, in: Z. f. allg. Physiologie Bd. 18, 1920.

Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8), bei Fig. 4 rund 250 (Zeiss Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 4). In allen Abbildungen bedeutet:

H	Hornschicht	Epidermis
J	intermediäre Schicht (optisch neutrale Zone)	
M	Stratum Malpighii	
L	Längsgetroffene kollagene Bündel	Kutis
Q	Quer getroffene kollagene Bündel	
S	Senkrecht aufsteigende Fasern	

Tafel I.

Fig. 1. Übersichtsbild der Epidermis und des angrenzenden Teiles der Lederhaut. In der Oberhaut eine äußere (*H*) und eine innere (*M*) doppelbrechende Schicht, getrennt durch eine schmale neutrale Zone (*J*).

Fig. 2. Epidermis bei starker Vergrößerung: Die Zellen der Hornschicht zeigen sich im ganzen doppelbrechend, im Stratum Malpighii tritt als anisotroper Bestandteil nur das Fasersystem der Tonofibrillen (einschließlich der Zellbrücken) hervor.

Tafel II.

Fig. 3. Übersichtsbild der Epidermis und des angrenzenden Teiles der Lederhaut Dasselbe, aber bei eingelegtem Gipsplättchen Rot I. O. Die beiden doppelbrechenden Schichten der Epidermis zeigen entgegengesetzten optischen Charakter: die äußere (*H*) erscheint bei der gewählten Orientierung des Schnittes in sinkenden Farben (negative Doppelbrechung in bezug auf die Richtung senkrecht zur Epidermisfläche), die innere (*M*) in steigenden (positive Doppelbrechung).

Fig. 4. Epidermis und angrenzender Teil der Lederhaut bei mittlerer Vergrößerung und eingelegtem Gipsplättchen Rot I. O. Der positive Charakter der Doppelbrechung der Tonofibrillen in bezug auf ihre Längsrichtung ist in den tiefen Schichten des Stratum Malpighii ersichtlich, ebenso die Beziehung zwischen der stärkeren Ausbildung der Tonofibrillen und dem Ansatz der aufsteigenden Fasern der Lederhaut.



Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden.

II. Die Chromosomenzyklen von Fumea casta und Talaeporia tubulosa. „Non-Disjunction“ der Geschlechtschromosomen.

Von

J. Seiler.

Schlederloh im Isartal, Biologisches Institut von Dr. C. B. Haniel.

Mit 4 Textfiguren und Tafel III.)

Inhaltsübersicht.

Die vorliegende Studie lag so viel wie fertig vor, als mir die bedeutungsvolle Arbeit von Bridges über »Non-Disjunction« der Geschlechtschromosomen bei *Drosophila* in die Hände kam. Unregelmäßigkeiten in der Vererbung geschlechtsgebundener Merkmale bei *Drosophila* führten Bridges darauf, die Frage zu untersuchen, ob dieser regelwidrigen Vererbung ein regelwidriges Benehmen der Geschlechtschromosomen parallel ginge. Das war tatsächlich der Fall, und damit war zum erstenmal soviel wie ein direkter Beweis dafür geliefert, daß die Geschlechtschromosomen die Träger der geschlechtsgebundenen Faktoren sind. Die grundlegende Bedeutung dieses Befundes für die Geschlechtschromosomen lehre, vielmehr noch für die gesamte Chromosomentheorie der Vererbung, liegt auf der Hand.

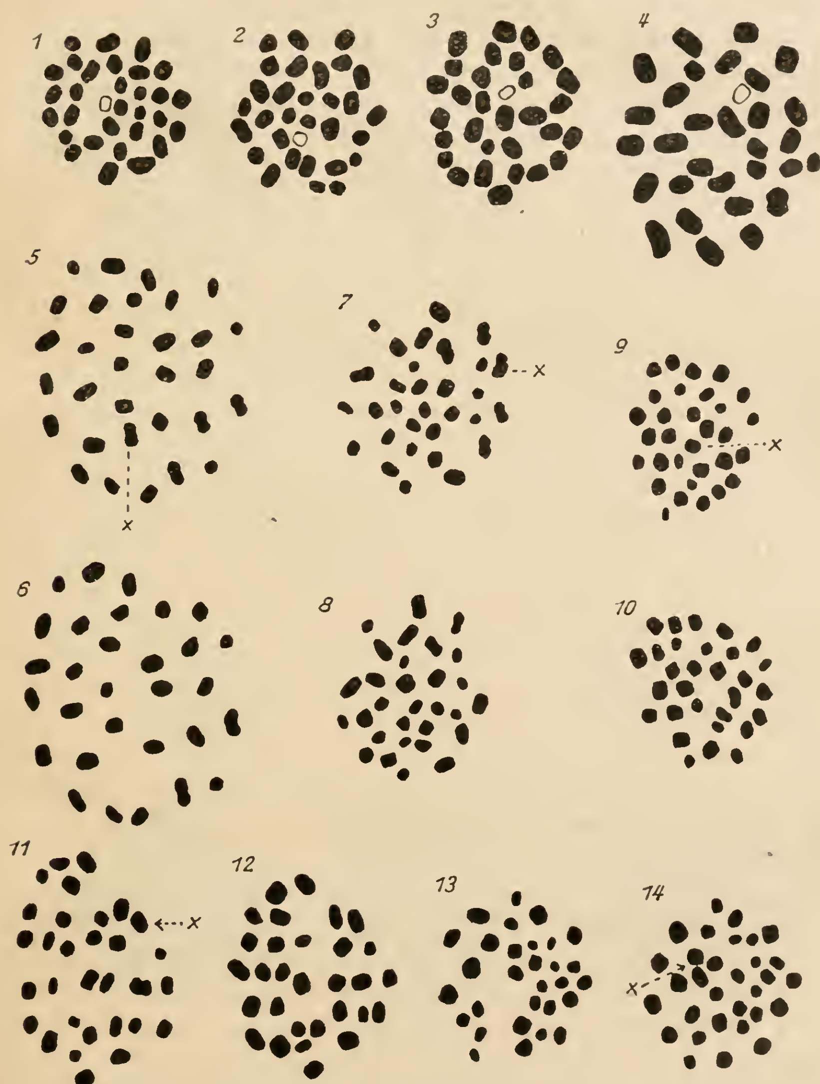
Auf mancherlei Umwegen stieß ich bei zwei Psychiden, *Fumea casta* und *T. tubulosa* Retz. auf dieselbe Erscheinung des Nichttrennens der Geschlechtschromosomen. Die Befunde seien so kurz wie möglich dargestellt.

1. Der Chromosomenzyklus von Fumea casta.

Die Eireifung. In den Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung liegen die Chromosomen in perlschnurartigen Verbänden vor (vgl. Taf. III, Fig. 8). Das erschwert das Zählen der Chromosomen auf diesem Stadium außerordentlich. Die Umrisse der Chromosomen sind zwar erkennbar, aber ein eindeutiges Zählen ist nicht leicht möglich. Mit einiger Sicherheit kann die Zahl 31 festgestellt werden. Mit absoluter Sicherheit gelingt die Zählung jedoch unmittelbar vor Beginn der Anaphase. Die reduzierte Chromosomenzahl beträgt 31 (Zahl der Zählungen: 23 Äquatorialplatten, die ganz in der Ebene des Schnittes liegen, also unzerschnitten und auch sonst ganz eindeutig sind; außerdem viele Platten, die zerschnitten sind, auf zwei Schnitten liegen und die mit einiger Vorsicht und Übung benutzt werden können). Die Textfig. *a* 1—4 gibt möglichst genaue Abbildungen einiger Äquatorialplatten.

Betrachten wir die Metaphase der ersten Reifeteilung in Seitenansichten, so fällt auf, daß sehr häufig ein Chromosom aus der Äquatorialebene herausrückt und sich sichtlich anschickt, ungeteilt nach einem Pol zu wandern; das ist das unpaare X-Chromosom (Taf. III, Fig. 1—7; 6 und 7 stammt sehr wahrscheinlich von *F. crassiorella*, nicht von *F. casta*; *crassiorella* scheint also dieselben Chromosomenverhältnisse, wie *F. casta* aufzuweisen). Ein Vorauseilen der X-Chromosomen fanden wir auch bei den überreifen *Tal. tubulosa*-Eiern (vgl. Studie I, S. 256). Diese Übereinstimmung überrascht nicht, denn tatsächlich entstammen die *casta*-Ovarien, die zur zytologischen Untersuchung benützt wurden, alten Weibchen, die nicht zur Begattung kamen. Ihre Eier sind also überreif. Die Neigung der X-Chromosomen, den Autosomen voranzueilen, scheint bei den überreifen *casta*-Eiern noch ausgeprägter zu sein, als bei *tubulosa*, da fast jede Spindel in der Metaphase das X-Chromosom aus der Äquatorialebene herausgerückt zeigt. Vom Spindelpol aus gesehen sind in der Äquatorialebene deshalb natürlich nur 30 Chromosomen zu finden (Photogr. Nr. 8), das X-Chromosom liegt höher oder tiefer und ist also an seiner Lage erkennbar. In die vier Äquatorialplatten der Textfig. *a* 1—4 ist es nur im Umriß gezeichnet. Was seine Größe anbelangt, können wir nur feststellen, daß es den kleinsten diploiden Autosomen gleicht. Doch muß betont werden, daß bei den Psychiden wie bei den Schmetterlingen überhaupt, in der Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung im Ei nicht die typische Chromosomengröße zu finden ist. Größenvergleiche können erst vorgenommen werden nach der vollzogenen Chromatinelimination, die zu Beginn der Anaphase stattfindet (vgl. Seiler 1914 und 1917).

Die erste Reifeteilung verläuft nun so, daß nach dem einen Spindelpol 30 Chromosomen, nach dem andern 31 wandern und zwar besitzt



Textfig. *a*.

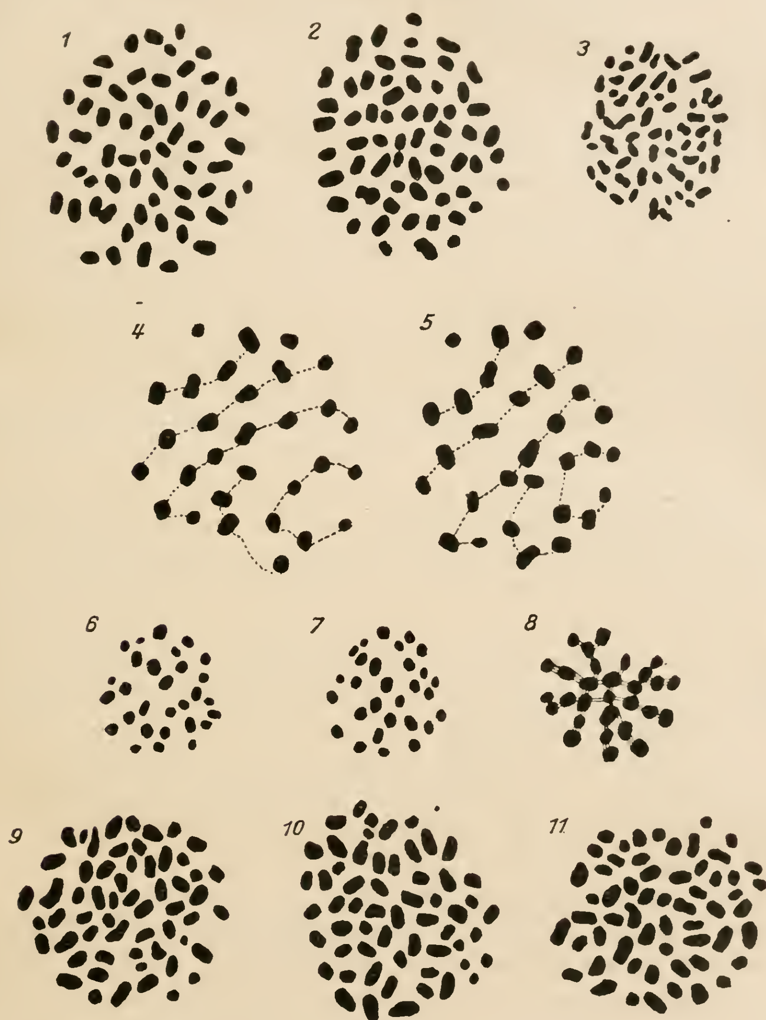
Fumea casta, 1—4 Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung im Ei mit 31 Chromosomen. X-Chromosom je nur im Umriß gezeichnet. 5—14, fünf Tochterplattenpaare der ersten Reifeteilung im Ei; 5 und 6, 7 und 8, 9 und 10, 11 und 12, 13 und 14 zusammengehörig. — Gezeichnet mit ZEISS' Zeichenapparat nach ABBE. Vergrößerung etwa 3000 mal.

bald die äußere Platte, die zum Richtungskörper wird, bald die innere, aus der der weibliche Pronucleus hervorgeht, das X-Chromosom. In

Textfig. *a* 5—14 sind fünf solcher Tochterplattenpaare so genau wie möglich wiedergegeben; 5 und 6, 7 und 8, 9 und 10, 11 und 12, 13 und 14 gehören zusammen. Die Platten liegen ausnahmslos ganz in der Ebene des Schnittes und sind in jeder Beziehung eindeutig. Die erste Platte jedes Paares ist immer die äußere. In vier Eiern (5, 7, 9, 11) ist das X-Chromosom im Richtungskörper, im letzten im weiblichen Pronucleus. Im ganzen besitze ich noch 9 weitere, ebenso vollkommene Tochterplattenpaare. Die Verteilung des X-Chromosoms ist so, daß es in 8 Eiern sich im Richtungskörper befindet, in 6 Eiern im weiblichen Pronucleus. Außer diesen vollständigen Plattenpaaren, die allein die Anwesenheit eines X-Chromosomes beweisen, haben wir eine große Zahl von Plattenpaaren, wovon eine Tochterplatte oder gelegentlich beide zerschnitten sind, denn es bedeutet selbstverständlich immer einen großen Glückszufall, wenn das Messer die Spindel so trifft, daß es zwischen beiden Platten durchfährt, ohne sie zu verletzen oder anzuschneiden. Alle einwandfrei durchführbaren Zählungen (im ganzen aus fast 100 Eiern, die vielen Gelegen entstammen) ergeben mit einer Ausnahme, die gleich besprochen werden soll, dasselbe Resultat: 30 Chromosomen enthält die eine Tochterplatte, 31 die andre. Im ganzen trafen wir das X-Chromosom 43 mal im Richtungskörper (= ♀) und 50 mal im weiblichen Pronucleus (= ♂). Da Eier mit dem X-Chromosom Männchen ergeben, Eier ohne dasselbe Weibchen, so haben wir ein Sexualverhältnis von nahezu 1 : 1, mit einem geringen Überwiegen der Männchen. Die Abweichung vom theoretisch zu erwartenden Verhältnis von 1 : 1 ist aber doch so groß, daß vermutet werden darf, daß auch bei *casta* wie bei *tubulosa* (vgl. Studie I), übergeordnete Faktoren geschlechtsbestimmend in den normalen Ablauf des Geschlechtschromosomenmechanismus eingreifen können. Das Verhalten des X-Chromosoms in der Anaphase unterscheidet sich etwas von dem bei *tubulosa*. Während hier das X den Autosomen nachhinkt, marschiert es bei *casta* mit den Autosomen gemeinsam zum Spindelpol, und ist, trotzdem es zu Beginn der Anaphase, wenigstens bei überreifen Eiern, einen kleinen Vorsprung hat, in Seitenansichten von Spindeln nicht mehr zu sehen (vgl. Photogr. 10, 11, 13, 14), höchstens in ganz vereinzelten Fällen (Photogr. 9).

Über die Größe des X-Chromosoms kann man sich somit nur in Plattenansichten eine Vorstellung bilden. Da die Autosomen bei ihrem Vorrücken in der Anaphase ihre gegenseitige Lage nicht ändern oder nicht sehr, so ist es in ideal getroffenen Platten oft sehr leicht, das X-Chromosom herauszufinden. In dem Plattenpaar 5 und 6 der Textfig. *a* ist es zweifellos das bezeichnete Chromosom. An Stelle des X besitzt die

innere Platte (6) eine Lücke, die auf der Photographie desselben Plattenpaares noch deutlicher in die Augen springt (Photogr. 15 und 16). Die



Textfig. *b*.

1–3 Blastodermäquatorialplatten, 1 und 2 mit 61 Chromosomen, 3 mit 62. — 4 und 5 ein Tochterplattenpaar der ersten Reifeteilung im Ei mit 30:30 Chromosomen, X-Chromosom fehlt. 6–11 Chromosomenplatten von *Tal. tubulosa*. 6 und 7 Tochterplattenpaar der ersten Reifeteilung im Ei ohne X-Chromosom mit 29:29 Chromosomen, 8 Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung im Ei mit 29 Chromosomen. 9–11 drei Blastodermäquatorialplatten eines Embryos mit 58 Chromosomen. Gezeichnet mit ZEISS' Zeichenapparat nach ABBE. Vergrößerung etwa 3000 mal.

Platten sind deshalb etwas unscharf, weil sie nicht genau in der optischen Ebene lagen, und bei der Aufnahme die Mikrometerschraube etwas gedreht wurde. Photogr 12 ist eine selten ideale ganz in der optischen

Ebene liegende Platte der vorgerückteren Anaphase mit 30 Chromosomen; das x-Chromosom ist in der andern Platte, die leider nicht photographierbar war. In der Größe gleicht das X Chromosom einer mittleren Größenklasse der Autosomen. Nach dem Plattenpaar 7 und 8 Textfig. *a* käme es den größten Autosomen nahe. Doch ist hier, mehr noch in allen andern Plattenpaaren, die Identifizierung des X-Chromosoms nicht zweifelsfrei; nur seine ungefähre Lage kann ermittelt werden.

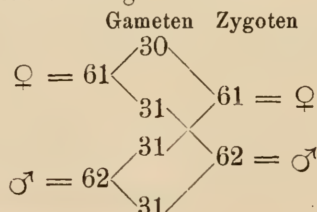
Die zweite Reifeteilung im Ei bietet für unsre Zwecke nichts interessantes. Alle Chromosomen werden äqual geteilt, das X-Chromosom verhält sich genau wie die Autosomen und ist auf keinem Stadium mehr erkennbar. Photogr. 14 gibt eine Metaphase der zweiten Reifeteilung wieder. Ein Sonderverhalten des X-Chromosoms auf irgendeinem vor der Reifeteilung liegenden Stadium ist nicht nachweisbar. Deshalb übergehen wir diese.

Die Samenreifung. Die Samenreifung bietet ebenfalls nichts interessantes. Die Äquatorialplatten der ersten und zweiten Reifeteilung besitzen 31 Chromosomen, und die Mitgift aller Spermatozoen an Chromosomen beträgt zweifellos 31..

Die somatische Chromosomenzahl. Wir haben demnach zu erwarten, daß bei der Befruchtung zweierlei Embryonen entstehen, solche mit 61 und solche mit 62 Chromosomen. Die tatsächlichen Verhältnisse stimmen mit der Erwartung überein. Auf dem Stadium der Blastodermbildung läßt sich die somatische Chromosomenzahl mit absoluter Sicherheit feststellen. Von vier Embryonen hatten drei 61 Chromosomen (Textfig. *b*, 1, 2), einer hatte 62 (Textfig. *b*, 3).

Die Embryonen mit 61 Chromosomen sind natürlich Weibchen, die mit 62 Männchen. — Leider stand mir für die Blastodermstadien nur ein beschränktes Material zur Verfügung, so daß ich über das Sexualverhältnis der Embryonen nichts aussagen kann.

Noch wäre es wünschenswert gewesen, die diploide Chromosomenzahl in den Ovogonien und Spermatogonien festzustellen. Das ist jedoch bei *F. casta* gleich wie bei den meisten Schmetterlingen, die darauf geprüft wurden, kaum möglich, da die Chromosomen zu gedrängt liegen und ihre Zahl zu groß ist. Es kann jedoch nicht daran gezweifelt werden, daß der Chromosomenzyklus wie folgt verläuft:

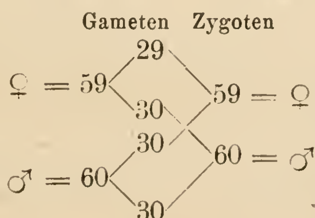


Wir sehen somit hier dasselbe Geschlechtschromosomenschema verwirklicht, das wir bei *Tal. tubulosa* fanden, und der Fall wäre weiter nicht bedeutungsvoll, wenn nicht auch hier — wiederum gleich wie bei *tubulosa* — Tiere vorhanden wären, die durch eine abweichende Chromosomenzahl sich auszeichnen. Gleich unter den ersten vollkommenen Plattenpaaren der Reduktionsteilung fand sich eines mit je 30 Chromosomen in jeder Platte (Textfig. *b*, 4 und 5). Beide Platten sind so schematisch klar, daß ein Beobachtungsfehler ausgeschlossen scheint. Ein zweites unzerschnittenes, fast vollkommenes Plattenpaar enthielt ebenfalls 30 : 30 Chromosomen; außerdem noch vier weitere Paare, wovon aber je eine Platte zerschnitten ist.

Die Mütter, die diese Eier legten, müssen 60 Chromosomen gehabt haben, wenn man nicht die unwahrscheinliche Annahme treffen will, daß ein Chromosom, wohl das X-Chromosom, während der Eibildung verloren gegangen ist oder Chromosomenkoppelungen sich vollzogen haben. Wie sind solche Weibchen entstanden? Die gleiche Frage beschäftigte uns früher schon bei *tubulosa*. Wir mußten sie damals offen lassen (vgl. SEILER 1917 S. 92), glauben aber inzwischen nun die Antwort — die auch für *F. casta* zutreffen wird — gefunden zu haben. Im übernächsten Kapitel sei davon die Rede.

2. Der Chromosomenzyklus von Talaeporia tubulosa.

Der normale Chromosomenzyklus von *Tal. tubulosa* ist bereits in der vorläufigen Mitteilung 1917 beschrieben. Er verläuft wie folgt:



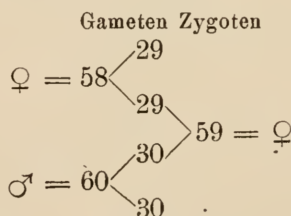
In den Einzelheiten verweisen wir auf jene Darstellung; erwähnt sei nur noch, daß in der Größe das X-Chromosom von *tubulosa* den größten Autosomen gleichkommt (vgl. 1917 S. 88).

3. Das Nichttrennen der Geschlechtschromosomen.

Tal. tubulosa besitzt nun, außer diesen Embryonen mit 59 und 60 Chromosomen noch solche, die 58 Chromosomen haben. Unter 59 Embryonen hatten 55 die normalen Chromosomenzahlen, 4 die anormale Zahl 58. Die Textfig. *b* 9—11 zeigt drei Äquatorialplatten des Blastoderms

eines Embryos mit 58 Chromosomen. Entstehen daraus Weibchen, so ist klar, daß sie in der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung in jeder Tochterplatte 29 Chromosomen haben müssen. Zwei solcher Plattenpaare fanden wir auch tatsächlich. Textfig. *b* 6 und 7 gibt eines wieder. Die Zählung in diesem Plattenpaar ist jedenfalls einwandfrei; es ist höchstens noch denkbar, daß das Messer, das zwischen der Eliminationsplatte und einer Tochterplatte genau horizontal durchfuhr, ein etwa vorhandenes nachhinkendes X-Chromosom mitgerissen hat. Wichtig schien es deshalb, die Chromosomenzahl in den Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung im Ei zu untersuchen. Das ist nicht leicht, denn hier liegen die Chromosomen meist in rosenkranzförmigen Verbänden vor bis unmittelbar zur Anaphase, so daß selten Platten gefunden werden, in denen einwandfreie Zählungen gelingen. Wir besitzen nur 7 in jeder Beziehung klare und auf einem Schnitt liegende Platten, sechs davon haben 30 Chromosomen, eine 29 (Textfig. *b* 8).

Demnach dürfen wir schließen: Tiere mit 58 Chromosomen sind Weibchen. Wie sind diese entstanden? Es wäre naheliegend anzunehmen, daß sie entstanden sind aus Eiern, die sich parthenogenetisch entwickelten und die in ihren Vorkernen 29 Chromosomen besaßen. Nachträglich hätte eine Chromosomenregulation stattgefunden, eine Chromosomenverdoppelung, wie sie fast ausnahmslos bei parthenogenetischer Entwicklung gefunden wurde (vgl. Studie IV und die darüber hier zitierte Literatur). Diese Annahme schien sehr aussichtsreich, denn es bestehen Angaben in der Psychidenliteratur über gelegentliche Parthenogenese bei *T. tubulosa* (vgl. Freer, Ent. Record. p. 89. Vol. VI, 1895). Dazu kommen noch folgende Tatsachen und Überlegungen. Sind die Weibchen mit 58 Chromosomen so entstanden, wie wir annehmen, so muß ihnen das unpaare X-Chromosom fehlen; sie hätten nur die 58 Autosomen. Würden wir ein solches Weibchen kreuzen mit einem normalen Männchen, so müßten wir lauter Weibchen erhalten, falls unsre Vorstellungen über Geschlechtschromosomen und Geschlechtsvererbung richtig sind. Der Chromosomenzyklus wäre wie folgt:



Die F_1 ♀ wären nun aber wieder normale Weibchen, die bei geschlechtlicher Fortpflanzung das übliche Sexualverhältnis ergäben.

Nun hatte Aug. Hartmann (München 1871) die erste Hälfte dieser Experimente ausgeführt, allerdings nicht an *tubulosa*, sondern an der nahe verwandten *Solenobia triquetrella*. Er kreuzte ein parthenogenetisches *triquetrella*-Weibchen mit einem *triquetrella*-Männchen aus einer Gegend, wo Männchen vorhanden sind und die Vermehrung zweigeschlechtlich sich vollzieht. Die Kreuzung ging — übereinstimmend mit andern Angaben aus der Literatur — ohne Hindernisse und lieferte lauter Weibchen, die ihre Eier aber nicht mehr parthenogenetisch ablegten, sondern auf Begattung warteten und, gleich wie es für die normalen geschlechtlichen Weibchen typisch ist, abstarben ohne die Eier gelegt zu haben, als die Begattung ausblieb.

Hartmann schreibt weiter: »Somit ist meine Hoffnung, durch Paarung parthenogenetischer *triquetrella*-Weiber mit Männern aus andrer Gegend beide Geschlechter zu erzielen, bis jetzt nicht erfüllt worden. Mögen andre darin glücklicher sein.«

Nach unsrer Annahme hätte er das Ziel erreicht, wenn die F_1-Weibchen zur zweigeschlechtlichen Fortpflanzung gekommen wären. Ich versuchte nun, die Experimente an *tubulosa* auszuführen. Sie mißlangen aber, weil weder im eigenen Material — aus der Umgebung Berlins —, noch im Material andrer Gegenden parthenogenetische *tubulosa*-Weibchen vorhanden waren. Über 600 Weibchen wurden isoliert, aber zu einem Gelege, dessen Eier sich zu Räupchen entwickelt hätten, kam es nicht. Da unter dem *tubulosa*-Material aus der Mark auf 100 normale Weibchen nach den zytologischen Befunden etwa 7 mit 58 Chromosomen kommen und demnach unter den 600 Weibchen mindestens 40 parthenogenetische Tiere hätten sein sollen, tatsächlich aber nicht eines vorhanden war, so zwangen diese negativen Versuchsergebnisse, die Annahme, daß die Tiere mit 58 Chromosomen auf parthenogenetischem Wege entstanden sind, aufzugeben; sonst wären wir gezwungen, zu rein willkürlichen Hilfsannahmen unsere Zuflucht zu nehmen. Es waren nun namentlich folgende Möglichkeiten noch denkbar.

1. Die Chromosomenzahl der Tiere mit 58 Chromosomen ist zurückzuführen auf Chromosomenkoppelungen.

2. Die Tiere mit 58 Chromosomen sind entstanden aus der Vereinigung anormaler Keimzellen.

Beide Annahmen können auf ihre Richtigkeit hin geprüft werden.

Ist der Chromosomenbestand der Tiere mit 58 Chromosomen zurückzuführen auf Chromosomenkoppelungen, so müßte das unpaare X-Chromosom des Weibchens sich mit einem Autosom verbunden haben, während das diesem Autosom entsprechende homologe Chromosom keinen Anhang

hätte. Die weibliche Doppelgarnitur hätte demnach ein inäquales Chromosomenpaar, und zwar ein auffällig inäquales Paar, denn das X-Chromosom zählt bei *tubulosa* zu den größten Chromosomen. Ein solch ungleiches Paar besteht aber nicht. Vergleichen wir die Größenverhältnisse der homologen Chromosomen der beiden Tochterplatten mit je 29 Chromosomen (Textfig. *b* 6, 7 S. 23), die so genau wie möglich gezeichnet wurden, so können schon kleine Größendifferenzen festgestellt werden. Die sind aber zweifellos zurückzuführen auf Zufälligkeiten in der Lagerung der Chromosomen und auf Beobachtungsfehler. Für unsre Frage kommen sie nicht in Betracht. Es dürfte nicht überflüssig sein, hier zu betonen, daß fast alle Chromosomenbilder nicht von mir, sondern von einer objektiven wissenschaftlichen Hilfskraft gezeichnet wurden, und zwar die meisten schon vor 2—4 Jahren, als ich mir selbst noch gar keine Vorstellung gebildet hatte! Ebenso zeigen die Äquatorialplatten somatischer Mitoson von Embryonen mit 58 Chromosomen kein auffällig großes Chromosom (vgl. Textfig. *b* 9—11 S. 23), was sie tun müßten, wenn unsre Annahme richtig wäre. Kurz, Chromosomenkoppelung kann nicht vorliegen.

Zum selben Resultat kommen wir, wenn wir die beiden Tochterplatten mit je 30 Chromosomen (Textfig. *b* 4 und 5 S. 23) von *F. casta* — für die ja all diese Überlegungen auch gelten — untersuchen. Jede Platte liegt auf einem besondern Schnitt, das Messer fuhr durch die Eliminationsplatte. Da bei *F. casta* das X-Chromosom nicht nachhinkt, kann hier der Verdacht nicht auftauchen, daß das Messer das nachhinkende X-Chromosom weggerissen hätte; es sind zweifellos nur 30: 30 Chromosomen vorhanden. Zum bequemen Vergleich der beiden Platten sind identische Chromosomengruppen durch Striche abgeteilt, und es wird leicht festgestellt werden können, daß ein inäquales Paar nicht zu finden ist. Das müßte übrigens auf den ersten Blick in die Augen fallen, trotzdem bei *casta* das X-Chromosom nur von mittlerer Größe ist. — Das zweite, nicht abgebildete Plattenpaar von *casta* mit 30 : 30 Chromosomen, zeigt, auf die Größenverhältnisse der homologen Chromosomen untersucht, genau dasselbe.

Somit bleibt uns die Aufgabe zu prüfen, ob die *tubulosa*-Tiere mit 58 Chromosomen (mit 60 bei *casta*) aus der Vereinigung abnormer Keimzellen hervorgehen. Da wir während der Eireifung keine Unregelmäßigkeiten beobachten konnten, mußte die Samenreifung daraufhin untersucht werden. Wir zählten die Äquatorialplattenchromosomen der ersten und zweiten Reifeteilung möglichst vieler Männchen. Die Ergebnisse der Zählungen für *tubulosa* gibt die folgende Tabelle zusammenfassend wieder.

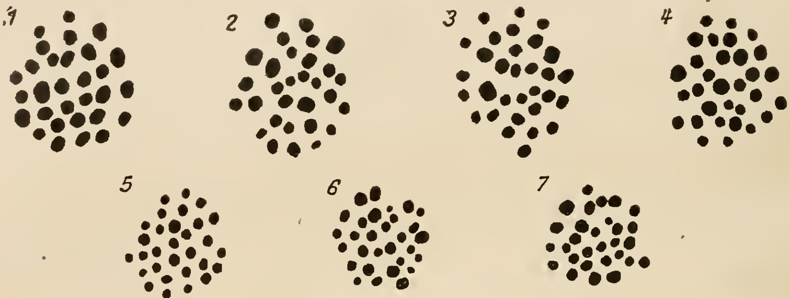
Chromosomenzahlen der Spermatozyten von Talaeporia tubulosa.

Nr. der ♂	Zahl der ausgezählten Äquatorialplatten der I. Reifeteilung mit den Chromosomenzahlen			Zahl der ausgezählten Äquatorialplatten der II. Reifeteilung mit den Chromosomenzahlen			Bemerkungen
	29	30	31	29	30	31	
1—32	—	166	—	—	21	—	Zählungen mit * sind nicht eindeutig.
33	—	9	1		1	—	
34	—	8				—	
35	—	33	3	2*	4	—	
36	—	6			1	—	
37	—	11	1			—	
38	—				5	—	
39	—	4			2	—	
40	—	16	1		1	—	
41—46	—	39			4	—	
47	—	5		2	6	—	
48—52	—	33			17	—	
53	—	11	1		2	—	
54—58	—	25			18	—	
59	—	14		1	3	—	
60—68	—	80			30	—	
69	—	4	1		3	—	
70—74	—	18			12	—	
75	—	2		1*		—	
76	—	3	1*			—	
77—78	—	2			10	—	
79	—	1		1	1	—	
80	—	1		1*	2	—	
81—83	—	8			14	—	
84	—	2		2*	4	—	
85—89	—	19			13	—	
90	—	6		2	9	—	
91	—	35	1	2	22	—	
92	—	2			1	—	
	—	563	9(+1*)	8(+6*)	206	—	

Sämtliche untersuchten Männchen (92) hatten in der Großzahl ihrer Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung 30 Chromosomen. Daraus können wir vorerst den Schluß ziehen, daß die Tiere mit 58 Chromosomen ausschließlich Weibchen ergaben, denn Männchen mit der haploiden Chromosomenzahl 29 fehlen.

Eigentümlicherweise finden wir nun in Hoden, die sonst in fast allen Spermatozyten 30 Chromosomen aufweisen, ganz vereinzelt Chromosomenplatten, die mit größter Klarheit 31 Chromosomen zeigen. Wir müssen

annehmen, daß zwei Chromosomen, vermutlich die beiden X-Chromosomen, nicht konjugiert haben und als univalente Elemente in der Platte der bivalenten Autosomen liegen. Textfig. *c* gibt in 1 und 2 zwei Platten der ersten Reifeteilung mit 30, in 3 und 4 zwei Platten mit 31 Chromosomen wieder. Die Größenverhältnisse der Chromosomen sind mit der größtmöglichen Exaktheit wiedergegeben. Es hat den Anschein, als ob die beiden Platten mit 31 mehr kleinere oder mittlere Chromosomen hätten, als die mit 30, wohl eben deshalb, weil die Zahl der kleinen und mittleren bivalenten Elemente um zwei univalente vermehrt wurde. Wie klar die Verhältnisse liegen, mag aus der Photogr. 15 (Tafel der Studie III)



Textfig. *c*.
Spermatozytenäquatorialplatten von *Tal. tubulosa*. 1 und 2 Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung mit der üblichen Chromosomenzahl 30; 3 und 4 mit der abweichenden Zahl 31. 5 und 6 normale Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung (30 Chromosomen), 7 mit der abweichenden Zahl 29. Gezeichnet wie Textfig. a, b.

hervorgehen, die dieselbe Äquatorialplatte mit 31 Chromosomen wiedergibt, die in Textfig. c_4 abgebildet ist (hier nur anders orientiert!). Photogr. 12 (Tafel der Studie III, Arch. f. Zellf. Bd. XVI, Heft 2)[1]) gibt eine Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung mit 30 Chromosomen. Im gesamten waren unter den 572 ausgezählten Platten 563, die die normale Chromosomenzahl 30 hatten und 9 mit der abweichenden Chromosomenzahl 31. Wie wird in diesen anormalen Spermatozyten die erste Reifeteilung, die die Reduktionsteilung ist, verlaufen? Wie werden sich die univalenten Elemente verhalten?

Die Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung geben darüber Auskunft. Wieder besitzt natürlich die überwiegende Mehrzahl 30 Chromosomen (vgl. Tabelle). Äquatorialplatten mit 31 Chromosomen sind nicht zu finden, wohl aber solche mit nur 29 Chromosomen, und zwar waren im gesamten unter 214 ausgezählten ganz klaren Platten 206, die die normale Chromosomenzahl hatten und 8 mit der abweichenden

[1]) Die Tafeln wurden zusammengestellt, als noch die Absicht bestand, die Studien I—IV gleichzeitig erscheinen zu lassen, was sich nun leider als nicht möglich erwies.

Zahl 29. Die Textfig. *c* gibt in 5 und 6 zwei normale Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung und in 7 eine Platte mit 29 Chromosomen. Wie diese Zahl zu stande kommt, zeigen die Anaphasen der ersten Reifeteilung in Spindelseitenansichten.

Normalerweise rücken nämlich im Hoden alle Chromosomen miteinander gegen die Spindelpole. Ausnahmsweise aber sehen wir zwei Chromosomen — in jeder Spindelhälfte eines — den übrigen Chromosomen nachhinken. Das sind offenbar die beiden univalenten Elemente der Platten mit 31 Chromosomen. Sie liegen selbst oft noch in der alten Äquatorialebene, wenn die übrigen Chromosomen weit vorgerückt sind, die Spermatozyten erster Ordnung sich schon einschnüren oder bald im Begriffe sind, sich durchzuschnüren. Erfolgt die Durchschnürung, so bleiben die beiden univalenten Elemente, von dem Haufen der übrigen Chromosomen weit getrennt, im Plasma liegen, oder werden wohl oft gar nicht in die jungen Spermatozyten zweiter Ordnung mit aufgenommen. — Soweit die Beobachtung. Ihr weiteres Schicksal kann nur erschlossen werden. Sie werden zweifellos aufgelöst und gehen dem Kerne und damit dem Spermatozoon verloren.

Noch interessiert uns das Verhältnis der normalen zu den anormalen Spermatozyten in erster und zweiter Reifeteilung.

Auf 62 normale Spermatozyten erster Ordnung kommt 1 anormale
» 26 » » zweiter » » 1 »

Da eine Spermatozyte erster Ordnung mit 31 Chromosomen zwei Spermatozyten zweiter Ordnung mit 29 Chromosomen den Ursprung gibt, wie wir sahen, so ist klar, daß wir in der zweiten Reifeteilung doppelt soviel anormale Spermatozyten haben müssen. Auf 31 normale Spermatozoen müßte 1 anormales kommen. Die Beobachtungen stimmen fast genau mit der Berechnung überein. Wir fanden etwas mehr anormale Spermatozoen als erwartet. Das kann zufällig sein, vielleicht aber auch darin seine Klärung finden, daß möglicherweise gelegentlich eine Spermatozyte erster Ordnung mit 30 Chromosomen zwei Spermatozyten zweiter Ordnung mit 29 Chromosomen den Ursprung gibt, die beiden Chromosomen, die in der Anaphase der ersten Reifeteilung liegen bleiben, in der Metaphase als ein bivalentes Element vorlagen. Ferner ist möglich, daß gelegentlich das eine der beiden nachhinkenden Chromosomen den einen Haufen der Tochterchromosomen noch erreicht, denn wir fanden Spindeln mit nur einem Chromosom zwischen den beiden Tochterplatten. Doch lohnt es sich nicht, auf solche und andre Einzelheiten im Verhalten der nachhinkenden Chromosomen einzugehen. Uns genügt die in den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung einwandfrei feststellbare Tatsache,

daß in geringer Zahl Spermatozoen mit 29 Chromosomen gebildet werden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß selbst in ganz verschwindender Zahl Spermatozoen mit 31 Chromosomen gebildet werden; nämlich dann, wenn beide univalente Chromosomen in der Anaphase der ersten Reifeteilung in einer Tochterplatte vorrücken. Beobachtet ist dieser Fall aber nicht.

Damit dürfte die Herkunft der Weibchen mit 58 Chromosomen vollständig klar gelegt sein. Sie entstehen zweifellos aus der Befruchtung eines Eies mit 29 Chromosomen durch ein abnormales Spermatozoon mit 29 Chromosomen.

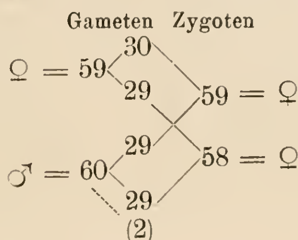
Nun bliebe uns aber noch die Aufgabe zu prüfen. ob diesen abnormalen Spermatozoen immer ein und dasselbe Chromosom fehlt, ob es immer dasselbe Chromosomenpaar ist, das in den Spermatozyten gelegentlich nicht konjugiert und infolge dessen bei der Reduktionsteilung sich abnormal verhält. Ist es vielleicht das X-Chromosomenpaar? Auf direktem Wege kann diese Frage nicht entschieden werden, denn die paarigen Geschlechtschromosomen sind im männlichen Geschlecht nicht erkennbar. Sie gleichen in Form und Verhalten vollständig den Autosomen. Sind nun aber die Chromosomen die Vererbungsträger — wer wollte heute noch daran zweifeln! — und würden die Spermatozoen mit 29 Chromosomen ein ganz beliebiges Chromosom verloren haben, so müßten aus den Eiern, die von ihnen befruchtet werden, Tiere hervorgehen mit wechselnden Defekten. Es würde einmal z. B. das Chromosom fehlen, mit den Faktoren für die Anlage der Augen, ein andresmal das Chromosom mit den Faktoren für die Mundwerkzeuge usw. Wie wir aber sahen, sind die Weibchen mit 58 Chromosomen äußerlich nicht zu unterscheiden von den normalen Weibchen mit 59 Chromosomen. Es muß ihnen also wohl immer ein und dasselbe Chromosom fehlen und zwar ein Chromosom, das für die Entstehung eines Weibchens anscheinend nicht notwendig ist.

Die Untersuchung der Tochterplatten der ersten Reifeteilung mit 29 : 29 Chromosomen bei *T. tubulosa* mit 30 : 30 bei *F. casta*, führt zum selben Schluß. Im ersten Falle waren 29, im zweiten 30 Chromosomenpaare mit äqualen Partnern vorhanden. Das ist aber nur möglich, wenn diesen Tieren ein bestimmtes Chromosom und immer dasselbe fehlt und zwar kann das zweifellos nur das X-Chromosom sein.

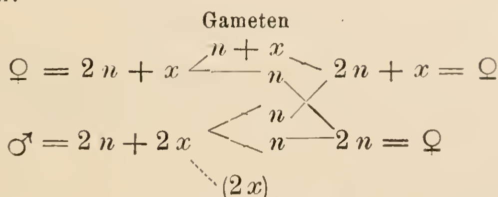
Es würden demnach Spermatozoen gebildet, denen das X- Chromosom fehlt. Kommen sie mit einem Ei zusammen, das ein X-Chromosom in seinem Vorkern besitzt, so entsteht ein Tier mit 59 Chromosomen (bei *T. tubulosa*), das aller Voraussicht nach ein normales Weibchen sein

muß, das aber sein X-Chromosom von der Mutter — nicht wie gewöhnlich vom Vater — bekommen hat. Solche, auf ungewöhnlichem Wege entstandenen Weibchen müssen in meinem Material gewesen sein, sie waren aber nicht zu erkennen, weil sie sich nicht von den gewöhnlichen Weibchen unterschieden.

Kommt ein Spermatozoon ohne X-Chromosom zusammen mit einem Ei ohne X, so entstehen die Weibchen mit 58 Chromosomen, die äußerlich normalen Weibchen gleichen, denen aber das unpaare X-Chromosom fehlt. Das Schema des Chromosomenzyklus für beide Fälle wäre wie folgt:



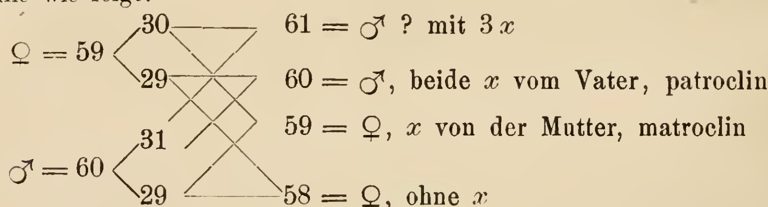
Oder allgemein:



Beide Sorten von außergewöhnlichen Weibchen entstehen im Verhältnis 1 : 1, vorausgesetzt natürlich, daß die Eier mit 30 und die mit 29 Chromosomen im Verhältnis 1 : 1 gebildet werden. In unsrem Material kamen nun auf 26 normale Spermatozoen 1 abnormales ohne X-Chromosomen. Nehmen wir an, — diese Annahme trifft zweifellos zu — daß beide Arten von Spermatozoen genau gleich befähigt sind zur Befruchtung, so haben wir zu erwarten, daß das Verhältnis der befruchteten Eier mit den normalen Chromosomenverhältnissen zu denjenigen mit den außergewöhnlichen Chromosomenverhältnissen sich verhält wie 26 : 1. Da wir aber von den außergewöhnlichen Weibchen nur die Hälfte, nur die mit 58 Chromosomen zytologisch erkennen können, so müssen die Embryonen mit den Chromosomenzahlen 60 und 59 sich zu denjenigen mit 58 verhalten wie 52 : 1. Darin würde uns ein willkommenes Mittel zur Überprüfung unsrer Beobachtungen und Ableitungen gegeben sein. Leider sind die Zahlen der Beobachtungen, die uns in dieser Hinsicht zur Verfügung stehen, zu klein, um beweisend zu sein. Wir fanden in Wirklichkeit ein Verhältnis von 14 : 1 (55 Embryonen mit 59 oder 60 Chromosomen, 4 mit 58). Die Wahrheit dürfte eher in der Nähe des Verhältnisses

52 : 1 liegen. Daß wir bei kleinen Zahlen Zufallsergebnisse erhalten müssen, ist klar. Das zeigt ein Blick auf die frühere Tabelle (siehe S. 29). Zwar hat es den Anschein, als ob die Bildung abnormaler Spermatozoen keineswegs beschränkt wäre auf einzelne, vielleicht nicht ganz normale Männchen. Vielmehr erhalten wir den Eindruck, daß wohl die meisten Männchen (wenn nicht alle) in mehr oder minder großem Prozentsatz Spermatozoen ohne X-Chromosom erzeugen. Aber eben dieser Prozentsatz scheint zu schwanken. Tier Nr. 91 z. B. hat ein Verhältnis von normalen zu abnormalen Spermatozoen wie 11 : 1, Tier 90 dagegen ein Verhältnis von 4 : 1 usw. Ferner hatte ein Männchen in einem Follikel voller Anaphasen der ersten Reifeteilung fast in jeder Spindel die X-Chromosomen noch in der alten Äquatorialebene liegen. Daraus ist zu entnehmen, daß gelegentlich die Ausnahmsweibchen recht zahlreich auftreten können.

Wir vermuteten, daß bei *T. tubulosa* auch Spermatozoen mit 31 Chromosomen gebildet werden. Das Befruchtungsschema wäre in diesem Falle wie folgt:



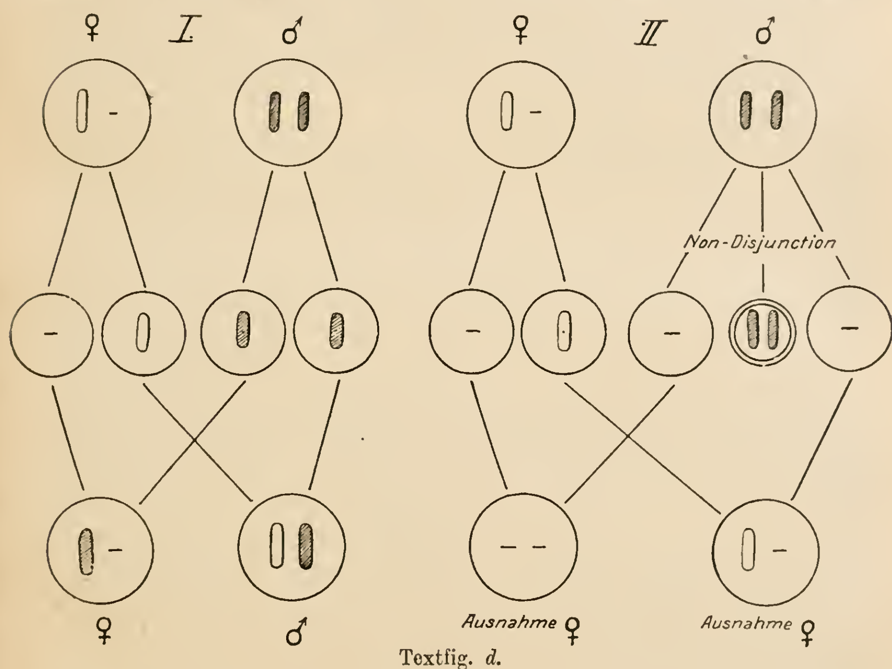
Diese Verhältnisse können jedoch nur selten verwirklicht sein, denn unter 214 Spermatozoen befand sich noch keines mit 31 Chromosomen. Auch fanden wir keinen Embryo mit 61 Chromosomen.

So liegen die Verhältnisse bei *T. tubulosa*. Bei *F. casta* konnten wir die Untersuchung nicht so sorgsam durchführen, da Hodenmaterial fehlte. Es kann jedoch kaum daran gezweifelt werden, daß wir eine vollständige Parallele haben und die Weibchen ohne X-Chromosom mit 60 Chromosomen (vgl. S. 25) hervorgegangen sind aus der Befruchtung eines Eies ohne X mit einem abnormalen Spermatozoon ohne X-Chromosom.

4. Experimentum crucis.

Das Experiment, das über die Gültigkeit dieser Ausführungen entscheiden würde, wäre die Aufzucht der geschlechtlich erzeugten Nachkommenschaft eines Weibchens mit 58 Chromosomen. Die Eier eines solchen Ausnahmsweibchens befruchtet mit normalen Spermatozoen müßten, falls lebensfähige Nachkommenschaft entsteht, lauter Tiere mit 59 Chromosomen, also lauter Weibchen, ergeben. Nun sind, wie schon gesagt, die Ausnahmsweibchen äußerlich nicht erkennbar, wenigstens

können wir sie bis jetzt nicht unterscheiden von normalen Weibchen. Es bleibt uns also, wollen wir das Experiment ausführen, nur ein Weg offen: Die Aufzucht einer möglichst großen Anzahl von Gelegen. Ist die Zahl groß genug, so müssen bestimmt welche darunter sein, die von Ausnahmsweibchen mit 58 Chromosomen stammen. Nun ist die Aufzucht von *tubulosa* leider nicht leicht, und die Geschlechter sind zudem erst sehr spät sicher unterscheidbar. Trotzdem versuchten wir, im Zusammenhang mit andern Fragen, eine experimentelle Lösung, die aber



Textfig. *d.*

leider aus äußeren Gründen nicht glückte (vgl. Studie I S. 266 oben). Im ganzen hatten wir 50 Zuchten angelegt und erwarteten darunter eine reine Weibchenzucht. Daß der Prozentsatz solcher Zuchten zu den normalen dem erwarteten Verhältnis 1 : 52 nahe kommen wird, können wir auch daraus vermuten, daß unter den 33 Überreife- und Temperaturkulturen (Studie I), die zytologisch auf die Frage der Geschlechtsbestimmung untersucht wurden, höchstens die Kältekultur Nr. 1 (vgl. S. 260) eine reine Weibchenkultur sein könnte, denn auf Spindelseitenansichten der Anaphase der Reduktionsteilung war in keinem Ei ein nachhinkendes X-Chromosom vorhanden. Doch ist der Fall nicht beweisend, denn es ist möglich, daß das X ausnahmsweise hier immer mit den Autosomen vorrückte. Neue Experimente zur Entscheidung der Frage sind im Gange.

5. Die Vererbungserscheinungen bei Nichttrennen der Geschlechtschromosomen.

Die hauptsächlichste Folge für die Vererbung bei Non-Disjunction, Nichttrennen der Geschlechtschromosomen, wie wir das beschriebene Verhalten der X-Chromosomen vorläufig benennen wollen, haben wir hervorgehoben. Es werden zwei Sorten von Ausnahmsweibchen gebildet, solche ohne X-Chromosom und solche, die ihr X nicht wie üblich, vom Vater erhalten (vgl. Textfig. *d* I), sondern von der Mutter (vgl. Textfig. *d* II).

Theoretisch am interessantesten und für die Frage der Lokalisation der Geschlechtsfaktoren in die Geschlechtschromosomen bedeutungsvoll sind die Weibchen ohne X-Chromosom. Wir betonten schon, daß sie äußerlich nicht zu unterscheiden sind von normalen Weibchen. Wenn wir somit Geschlechtsfaktoren in die Geschlechtschromosomen verlegen wollen, so dürfen wir in dem X-Chromosom des *tubulosa*-Weibchens, und damit wohl im unpaaren Geschlechtschromosom der Schmetterlinge überhaupt, höchstens Männchen bestimmende Faktoren suchen. Hier wäre jedenfalls der Beweis erbracht, daß in dem X-Chromosom der *tubulosa*-Weibchen keine Faktoren sein können, die für die Entstehung eines Weibchens notwendig sind. Und, dürfen wir die Kreuzungsergebnisse an Abraxas, auf die wir später zu reden kommen, heranziehen, so können wir mit großer Wahrscheinlichkeit auch zeigen, daß in den X-Chromosomen tatsächlich die Männchen bestimmenden Faktoren sein müssen. Dieser Schluß steht im Einklang mit den modernen Ansichten über Lokalisation der Geschlechtsfaktoren. Bei weiblicher Digametie denkt man sich in den Geschlechtschromosomen die Männchen bestimmenden Faktoren, bei männlicher Digametie die Weibchen bestimmenden (vgl. z. B. Goldschmidt-Correns 1913).

Sind in den Geschlechtschromosomen noch andre Faktoren als die Geschlechtsfaktoren vorhanden, so müssen diese Faktoren in ihrer Vererbung ganz an die Vererbung des Geschlechtes gebunden sein (= geschlechtsgebundene Faktoren). Bei Non-Disjunction hätten wir zu erwarten, daß dem regelwidrigen Verhalten der Geschlechtschromosomen ein ebensolches der geschlechtsgebundenen Merkmale entsprechen muß.

Hat bei normaler Vererbung das Weibchen als geschlechtsgebundenes Merkmal helle Flügelfarbe (= unschraffiertes X-Chromosom im Schema der Textfig. *d* I), das Männchen einen Faktor für dunkle Flügelfarbe (= schraffiertes X im Schema), so gelangt der Faktor für helle Flügelfarbe, durch die Art der Verteilung der X-Chromosomen, von der Mutter auf den Sohn (vgl. Schema *d* I), die dunkle Farbe vom Vater auf die Tochter. Die Töchter übertragen sie dann wieder auf ihre Söhne (= criß

croß-Vererbung). Bei Non-Disjunction dagegen kommt das X-Chromosom von der Mutter auf die Tochter und damit müssen wir Ausnahmsweibchen mit heller Flügelfarbe erhalten (vgl. Schema Textfig. *d* II).

Mit der Erbringung eines experimentellen Nachweises solcher Ausnahmsweibchen ist mir ein amerikanischer Kollege, Bridges, zuvorgekommen, allerdings an einem andern, ungleich günstigeren Objekt. Ich komme gleich auf seine bedeutenden Untersuchungen an *Drosophila* zu sprechen.

Bei Schmetterlingen waren schon länger Vererbungserscheinungen bekannt geworden, durch Doncasters Kreuzungen von *Abraxas grossulariata* mit der Varietät *lacticolor*, die bis heute ungeklärt blieben, nun aber ihre glatte Lösung durch die eben beschriebene Non-Disjunktion der Geschlechtschromosomen finden. Schon Bridges hat darauf hingewiesen.

Die hauptsächlichsten Beobachtungstatsachen, die für uns von Interesse sind, sind die folgenden:

1. Sowohl bei *A. grossulariata* als bei *lacticolor* oder Kreuzungen beider Formen traten reine Weibchenkulturen auf,

2. Gelegentlich können diese Weibchenkulturen auch einige wenige Männchen enthalten.

3. Die normale Chromosomenzahl bei *grossulariata* und *lacticolor* beträgt für beide Geschlechter 56.

4. Die Weibchen unisexueller Familien haben oft nur 55 Chromosomen, bei vier Individuen wurden nur 54 Chromosomen festgestellt (vgl. S. 8, 1913).

5. Die Weibchen bisexueller Familien, die direkt von unisexuellen abstammen, haben 56 oder 55 Chromosomen.

6. Eine erbliche Anlage für Unisexualität konnte nicht festgestellt werden.

7. Der Faktor für *grossulariata* (= dunkle Flügelfarbe) und der für *lacticolor* (= helle Flügelfarbe) ist geschlechtsgebunden und wird nach den Regeln der criß-croß vererbt, kommt also von der Mutter auf den Sohn und vom Vater auf die Tochter.

8. Ausnahmen von dieser Regel, d. h. matrocline Weibchen und patrocline Männchen, wurden festgestellt. —

Das Auftreten von reinen Weibchenkulturen oder Kulturen mit nur wenigen Männchen glaubte Doncaster dadurch erklären zu können, daß er annahm, daß in den Eiern der Weibchen mit 55 Chromosomen das unpaare X-Chromosom immer, oder doch vorzugsweise in den Richtungskörper ausgestoßen wird. So blieben lauter oder vorwiegend Eier mit 27 Chromosomen, die mit einem normalen Spermatozoon mit 28 Chromosomen lauter Tiere mit 55 Chromosomen, also lauter Weibchen ergeben. Abgesehen aber davon, daß damit das Auftreten von Tieren mit 55 Chromosomen nicht erklärt ist, mußte Doncaster (1915) feststellen, daß an-

scheinend die Eier mit 28 Chromosomen ebenso häufig sind wie die mit 27. Für selektive Sterblichkeit, die zur Erklärung hätte herangezogen werden können, ließen sich keine beweisenden Tatsachen erbringen.

Somit blieb der ganze Tatsachenkomplex, soweit er sich auf die Sexualität und auf das Auftreten von Tieren mit 55 Chromosomen bezieht, ungelöst. — Die patroclinen oder matroclinen Ausnahmen suchte Doncaster dadurch zu erklären, daß er annahm, das X-Chromosom bestände aus zwei normalerweise verbundenen Teilen, der eine mit dem Geschlechtsfaktor, der andre mit dem *grossulariata* oder *lacticolor*-Faktor, die ausnahmsweise getrennt voneinander übertragen werden könnten. Beobachtungstatsachen für eine solche Deutung ließen sich aber nicht erbringen.

Nach den geschilderten Beobachtungen über Non-Disjunction bei *tubulosa* dürfte der *Abraxas*-Fall folgende einfache Deutung finden: Wir müssen annehmen, daß der normale Chromosomenzyklus wie folgt verläuft:

Gameten Zygoten

♀ $= 54 + xy \left\{\begin{array}{l} 27 + y \\ 27 + x \end{array}\right.$ $54 + xy =$ ♀

♂ $= 54 + 2x \left\{\begin{array}{l} 27 + x \\ 27 + x \end{array}\right.$ $54 + 2x =$ ♂

Findet nun in der Samenreifung Non-Disjunction der Geschlechtschromosomen statt, so würden, in Analogie zu *tubulosa*, Spermatazoen ohne X-Chromosomen gebildet, die Ausnahmsweibchen erzeugen nach folgendem Schema:

♀ $= 54 + xy \left\{\begin{array}{l} 27 + y \\ 27 + x \end{array}\right.$ $54 + y =$ ♀ (♀ ohne x)

♂ $= 54 + 2x \left\{\begin{array}{l} 27 \\ 27 \\ 2x \end{array}\right.$ $54 + x =$ ♀ (matroclines ♀)

Gehen bei Non-Disjunction die beiden X in eine Spermatide und entstehen Spermatozoen mit zwei X-Chromosomen, so erhalten wir Ausnahmsweibchen und Ausnahmsmännchen. Der Chromosomenzyklus lautet in diesem Falle:

♀ $= 54 + xy \left\{\begin{array}{l} 27 + y \\ 27 + x \end{array}\right.$

$54 + y =$ ♀ (♀ ohne x)

$54 + x =$ ♀ (matroclines ♀)

$54 + 2x + y =$ ♂ (patroclines ♂ mit einem y)

♂ $= 54 + 2x \left\{\begin{array}{l} 27 \\ 27 + 2x \end{array}\right.$

$54 + 3x =$ ♂ (mit $3x$)

Aus den vorliegenden Beobachtungstatsachen möchte man vermuten, daß dieser Fall nicht so selten verwirklicht ist, als bei *tubulosa*, wenn er hier überhaupt vorkommt.

Wird ein matroclines Ausnahmsweibchen mit normalen Spermatozoen befruchtet, so entsteht eine Rasse, die im weiblichen Geschlecht 55, im männlichen 56 Chromosomen hat und behält. Ein Ausnahmsweibchen ohne X-Chromosom ($54 + y$) aber gibt einer reinen Weibchenkultur den Vorsprung (vgl. Satz 1. S. 37) nach folgendem Schema:

♀ $= 54 + y \left\{\begin{array}{l}27 + y \\ 27\end{array}\right.$ — $54 + xy =$ ♀ (normales ♀)

♂ $= 54 + 2x \left\{\begin{array}{l}27 + x \\ 27 + x\end{array}\right.$ — $54 + x =$ ♀ (♀ ohne y)

Die geschlechtlich erzeugte Nachkommenschaft dieser Weibchenkultur ist bisexuell (vgl. Satz 6, S. 37), die Weibchen haben entweder 56 oder 55 Chromosomen (vgl. Satz 5, S. 37), je nachdem sie von $54 + xy$- oder von $54 + x$-Weibchen abstammen.

Bildet nun bei *Abraxas* — gleich wie bei *tubulosa* — jedes, oder fast jedes Männchen eine größere oder geringere Zahl abnormale Spermatozoen, so ist klar, daß jedes oder fast jedes befruchtete Ausnahmsweibchen mehr oder minder neue Ausnahmen erzeugen muß, wie aus folgenden Chromosomenzyklen zu ersehen ist:

1) ♀ $= 54 + y \left\{\begin{array}{l}27 + y \\ 27\end{array}\right.$ — $54 + y =$ ♀

♂ $= 54 + 2x \left\{\begin{array}{l}27 \\ 27 \\ 2x\end{array}\right.$ — 54 $=$ ♀ (Ausnahmsweibchen ohne xy)

2) ♀ $= 54 + x \left\{\begin{array}{l}27 + x \\ 27\end{array}\right.$ — $54 + x =$ ♀

♂ $= 54 + 2x \left\{\begin{array}{l}27 \\ 27 \\ 2x\end{array}\right.$ — 54 $=$ ♀ (Ausnahmsweibchen ohne xy)

Wir können diese neuen Ausnahmen sekundäre Ausnahmsweibchen nennen. Die Hälfte davon besitzt nur 54 Chromosomen. Ist ein solches Weibchen lebens- und fortpflanzungsfähig, so erhalten wir auf einem neuen Wege reine Weibchenkulturen, wie folgendes Schema zeigt:

♀ $= 54 \left\{\begin{array}{l}27 \\ 27\end{array}\right.$ — $54 + x =$ ♀

♂ $= 54 + 2x \left\{\begin{array}{l}27 + x \\ 27 + x\end{array}\right.$ — $54 + x =$ ♀

Ist ein kleiner Prozentsatz der befruchtenden Spermatozoen abnormal — ohne X-Chromosom oder mit beiden X-Chromosomen — so erhalten wir neben Weibchen mit 55 Chromosomen solche mit 54 (vgl. Satz 4) und außerdem vereinzelte patrocline Männchen (vgl. Satz 2).

$$\text{♀} = 54 \quad \begin{cases} 27 \\ 27 \end{cases} \quad 54 = \text{♀}$$

$$\text{♂} = 54 + 2x \begin{cases} 27 \\ 27 + 2x \end{cases} \quad 54 + 2x = \text{♂} \text{ (patrocline ♂)}$$

Bei geschlechtlicher Fortpflanzung ergibt auch diese Weibchenkultur natürlich wieder ein normales Sexualverhältnis, und es ist selbstverständlich, daß keine andern Regeln über Erblichkeit der Unisexualität gefunden werden können als die, die sich im Gefolge der Non-Disjunction von selbst ergeben (vgl. Satz 6).

Daß Ausnahmen in der Vererbung der geschlechtsgebundenen Merkmale vorkommen müssen (vgl. Satz 8), versteht sich nach dem Gesagten von selbst.

Gleich wie Bridges im Gefolge der Non-Disjunction bei *Drosophila* Sterilität feststellte (hier sind z. B. die Männchen ohne Y-Chromosom zwar lebensfähig, aber steril), so beobachtete auch Doncaster in seinen Ausnahmezuchten von *Abraxas* häufig Sterilität. Die tritt zweifellos ein bei ganz bestimmten abnormalen Chromosomenbeständen. Es dürfte äußerst interessant sein, darüber Untersuchungen anzustellen.

Auf weitere Einzelheiten der Ergebnisse Doncasters einzugehen, würde zu weit führen. Es will scheinen, als ob sein ganzer Fragenkomplex durch die Annahme der Non-Disjunction vollständig geklärt sei. Es bleibt mir nun aber selbstverständlich die Aufgabe, zu prüfen, ob tatsächlich bei *Abraxas* Non-Disjunction vorkommt. Ich hoffe, darüber bald berichten zu können und glaube, es hat sich jetzt schon gelohnt, auf den Fall einzugehen, weil an *Abraxas* tatsächlich das Experimentum crucis, das für *tubulosa* noch aussteht, vorliegt mit dem erwarteten Ergebnis.

Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen brachten zwei Arbeiten über Erblichkeit bei Schmetterlingen (Goldschmidt 1920 u. 1921) neue experimentelle Beobachtungen, welche ihre volle Klärung durch die Annahme des Nichtauseinanderweichens der Geschlechtschromosomen finden. Zwischen Goldschmidts Daten und seiner Interpretation und unserem zytologischen Nachweis des Nichtauseinanderweichens im monogametischen Geschlecht besteht volle Übereinstimmung (vgl. G. 1921, S. 150—151).

6. Non-Disjunction bei Drosophila. Ursachen und Bedeutung der Non-Disjunction.

Wir besitzen einen wundervollen Parallelfall von Non-Disjunction in den wertvollen Untersuchungen von Bridges an *Drosophila*, die während des Krieges erschienen und mir erst im letzten Moment vor der Niederschrift dieser Arbeit in die Hände kamen. Es mag lehrreich sein, auf den Fall einzugehen; die Parallele wird um so interessanter sein, als bei *Drosophila* das Männchen digametisch ist, nicht das Weibchen wie bei den Schmetterlingen. Demnach ist zu erwarten, daß die Verhältnisse genau umgekehrt liegen werden.

Der Chromosomenzyklus von *Drosophila* lautet wie folgt:

$$\text{♂} = 6 + xy\begin{cases}3 + y\\ 3 + x\end{cases} \qquad 6 + xy = \text{♂}$$
$$\text{♀} = 6 + xx\begin{cases}3 + x\\ 3 + x\end{cases} \qquad 6 + xx = \text{♀}$$

Die Rolle des Y-Chromosoms für die Vererbung ist noch nicht genügend geklärt; sie scheint sehr gering zu sein. Jedenfalls kommen als Vererbungsträger der geschlechtsgebundenen Faktoren in erster Linie die X-Chromosomen in Betracht. Mit dieser Annahme harmonierten die gesamten experimentellen Ergebnisse. Dabei muß betont werden, daß gerade die Vererbung der geschlechtsgebundenen Merkmale am genauesten, mit einer imponierenden Gründlichkeit studiert ist und die Arbeiten darüber wohl die besten Vererbungsanalysen darstellen, die überhaupt bestehen. Sämtliche analysierten geschlechtsgebundenen Merkmale folgten den Regeln der criß-croß.

Im Verhältnis 1 : 1700 aber traten in den Zuchten von Bridges Ausnahmen auf, matrocline Töchter oder patrocline Söhne. Diese Ausnahmstiere nahm Bridges als Ausgangspunkt eingehender Untersuchungen. Welche Kreuzungen er auch mit ihnen anstellte, alle Ergebnisse wiesen auf eine Erklärung hin: Die Ausnahmstiere sind dadurch entstanden, daß die beiden X-Chromosomen des Weibchens sich nicht trennten, bei der Reifeteilung im Ei entweder beide in den weiblichen Vorkern gelangten oder beide in den Richtungskörper ausgestoßen wurden. Damit würden wir folgende Gameten und Chromosomenzyklen erhalten:

$$\text{♂} = 6 + xy\begin{cases}3 + y\\ 3 + x\end{cases} \qquad \begin{array}{l}6 + xxy = \text{matroclines ♀}\\ 6 + xxx = \dagger\\ 6 + y \quad = \dagger\\ 6 + x \quad = \text{patroclines ♂}\end{array}$$
$$\text{♀} = 6 + xx\begin{cases}3 + xx\\ 3 -\end{cases}$$

Die Zygoten X X X scheinen nicht lebensfähig zu sein, ebenso die ohne X-Chromosom (6 + Y). Die beiden andern müssen, wenn der Vorgang nach dem gegebenen Schema verläuft, matrocline Töchter und patrocline Söhne ergeben. Daß diese im Experiment erhaltenen Ausnahmstiere aber obige Chromosomengarnitur haben, war nur erschlossen. Bridges bringt in seiner Arbeit eine Fülle von experimentellen Beobachtungen, die diese Schlüsse stützen. Was aber seiner Arbeit besondere Bedeutung gibt, das ist der zytologische Nachweis für die Richtigkeit der Vorstellungen. Zwölf chromosomal untersuchte Ausnahmsweibchen wiesen tatsächlich übereinstimmend ein überzähliges Chromosom auf, das zudem an seiner Form ziemlich sicher als Y-Chromosom identifizierbar war.

Es ist nun klar, daß die Ausnahmsweibchen, die durch primäre Non-Disjunction entstanden sind, wieder neuen Ausnahmen den Ursprung geben müssen (= sekundäre Non-Disjunction). Durch geistreiche Experimente erschloß Bridges aus den croß-over-Erscheinungen, daß von den möglichen Gameten 3 + Y, 3 + X X, 3 + X und 3 + X Y in der Hauptsache nur die beiden letzten gebildet werden. Demnach müßten sich folgende Chromosomenzyklen ergeben:

$\male = 6 + xy$ { $3 + y$, $3 + x$ }

$\female = 6 + xxy$ { $3 + x$, $3 + xy$ }

$6 + xy = \male$

$6 + xyy =$ **Ausnahms-♂**

$6 + xx = \female$

$6 + xxy =$ **Ausnahms-♀**

Die experimentellen Daten waren die folgenden: Wird ein Ausnahmeweibchen zur Weiterzucht verwendet, so liefert es, was die weibliche Nachkommenschaft anbelangt, zur Hälfte normale Töchter, die wieder normale Nachkommen erzeugen; die andre Hälfte der Töchter verhält sich wie die Mutter, d. h. sie ergibt wieder zur Hälfte Ausnahmen, zur Hälfte normale Tiere.

Die zytologische Untersuchung lieferte folgendes Resultat: Von 18 Weibchen mit klaren Chromosomenbildern hatten 9 den normalen Chromosomensatz, die übrigen 9 hatten außer den beiden X noch ein Y-Chromosom. So decken sich also die zytologischen und experimentellen Ergebnisse ganz genau, und es dürfte damit Bridges gelungen sein, den ersten eindeutigen direkten Beweis dafür erbracht zu haben, daß in den X-Chromosomen die Faktoren der geschlechtsgebundenen Merkmale untergebracht sind.

Der Vorgang der Non-Disjunction selbst liegt bei *Drosophila* noch im Dunkel. Es ist zu hoffen, daß darüber bald Untersuchungen angestellt

werden. Uns interessiert die Tatsache, daß Bridges durch seine experimentellen Ergebnisse gezwungen ist, die Non-Disjunction bei der Eireifung erfolgen zu lassen. Der Fall liegt also in bezug auf die Geschlechter tatsächlich umgekehrt wie bei den Schmetterlingen, denn bei *Talaeporia* erfolgt das Nichttrennen in der Samenreifung, wie wir sahen.

Im übrigen zeigen sich kleine Unterschiede, die darauf zurückzuführen sind, daß bei *Drosophila* der X Y-Geschlechtschromosomentypus vorliegt, bei *Talaeporia* der X-Typus. So ist bei *Drosophila* die Zygote ohne X nicht lebensfähig, bei *Talaeporia* dagegen wohl; ob sie hier aber lebensfähige Nachkommenschaft liefert, ist noch nicht ausgemacht, wahrscheinlich schon. Die Zygote mit X ist bei *Drosophila* zwar lebensfähig, aber steril; bei *Talaeporia* sind die Zygoten mit X überhaupt normal.

Im Prinzip aber herrscht Übereinstimmung: Das Nichttrennen findet im monogametischen Geschlecht statt. Die Bezeichnung »Non-Disjunction«, die wir von Bridges übernommen haben, trifft für *Talaeporia* vielleicht nicht ganz das wesentliche. Denn hier ist jedenfalls das erste, daß die beiden X nicht konjugieren. Alle Beobachtungstatsachen an *Talaeporia* deuten auch darauf hin, daß nur solche X-Chromosomen, die als univalente Elemente in die Reduktionsteilung der Spermatozyten eintreten, in der Anaphase liegen bleiben. Das abnormale Verhalten bei der Teilung ist also wohl nur Folge davon, daß die Affinität zwischen den beiden X in den Synapsisstadien entweder nicht vorhanden oder doch zu schwach war, da die beiden X-Chromosomen in der Anaphase meist aneinander geklebt, jedenfalls in unmittelbarer Nachbarschaft beieinander liegen bleiben, können wir vorläufig ruhig bei der Bezeichnung „Non-Disjunction" oder Nichttrennen der Geschlechtschromosomen bleiben.

Worauf aber das Nichtkonjugieren zurückzuführen ist, ließe sich nur vermutungsweise sagen. Man könnte z. B. an Inzuchtwirkung denken. Der Gedanke liegt für die Psychiden ihrer Biologie wegen nahe. *Talaeporia* ist oft mehrere Jahre nacheinander sehr selten, da die Schlupfwespen die meisten Tiere anstechen und als Wirt für ihre Brut ausnützen. Gelangt ein Weibchen zur Eiablage, so werden die Geschwisterräupchen ihrer geringen Beweglichkeit wegen in relativer Nachbarschaft bleiben; dazu kommt, daß die Weibchen flügellos und zur Ortsveränderung vollständig unfähig sind (vgl. auch biologische Notizen Studie I). So mag Inzucht einige Jahre nacheinander die Regel sein, oder doch sehr häufig vorkommen. Bei *Drosophila* und *Abraxas* dürfte es leicht sein, die Vermutung experimentell zu prüfen.

Non-Disjunction im digametischen Geschlecht. Nichttrennen zwischen X und Y, ist schon längst bekannt und oft beobachtet worden (Wilson

1907, 1909, 1910; Stevens 1908, 1912). Wilson, der erste Beobachter, deutete die Erscheinung als Mittel, das überflüssige Y-Chromosom verschwinden zu lassen und von dem XY-Geschlechtschromosomentypus zum reinen X-Typus zu gelangen. Halten wir an dem Gedanken fest — wir glauben, er ist berechtigt und findet namentlich Stützen in den Untersuchungen von Bridges — so müssen wir weiter schließen, daß das Vorkommen von Non-Disjunction im monogametischen Geschlecht darauf zurückzuführen wäre, daß hier auch eine Neigung besteht, die X-Chromosomen zu eliminieren. Bei Schmetterlingen führt das, wie wir sahen, zum Auftreten von reinen Weibchenzuchten und, wenn Nichttrennen häufiger würde, schließlich zum Aussterben der Männchen und damit zum Aussterben der Art, wenn nicht andre Chromosomen die Rolle der X-Chromosomen übernehmen, oder aber — wenn nicht eine neue Fortpflanzungsweise einsetzt: Die Parthenogenese.

Wir werden namentlich in der IV. Studie (die Parthenogenese bei Psychiden) Anlaß haben, auf diesen Gedanken zurückzukommen.

7. Zusammenfassung.

1. *Fumea casta* besitzt im weiblichen Geschlecht ein unpaares X-Chromosom. Dieses rückt in der Metaphase der ersten Reifeteilung im Ei etwas aus der Äquatorialebene heraus, wenigstens bei überreifen Ovarialeiern. In der ersten Reifeteilung geht es ungeteilt an einen Spindelpol. Es entstehen Eier mit 30 und solche mit 31 Chromosomen. 43 reife Eier hatten 30 Chromosomen (=Weibchen), 50 hatten 31 (=Männchen). Im übrigen verhält sich das X wie die Autosomen; es hinkt diesen in der Reduktionsteilung, im Gegensatz zu dem Verhalten bei *tubulosa*, nur ausnahmsweise nach. Alle reifen Spermatozoen erhalten 31 Chromosomen. Die diploide Chromosomenzahl, festgestellt in Blastodermitosen, beträgt 61 für die Weibchen, 62 für die Männchen. — In 6 Eiern konnte kein X-Chromosom nachgewiesen werden; beide Tochterplatten hatten je 30 : 30 Chromosomen. Diese Eier müssen von einem Weibchen stammen, das diploid 60 Chromosomen besitzt.

2. Bei *Talaeporia tubulosa* besteht derselbe Geschlechtschromosomentypus. Die Weibchen haben 59, die reifen Eier 29 oder 30, die Männchen 60 Chromosomen. Eine dritte Sorte von Embryonen hatte 58 Chromosomen.

3. Diese Ausnahmstiere von *tubulosa* mit 58 Chromosomen könnten entstanden sein

a) durch parthenogenetische Entwicklung eines Eies mit 29 Chromosomen und nachfolgender Chromosomenregulation auf $2 \times 29 = 58$ Chromosomen,

b) durch Chromosomenkoppelung.

c) aus der Vereinigung abnormaler Keimzellen. Die letztere Möglichkeit ist verwirklicht. Unter 572 Chromosomenplatten der ersten Reifeteilung im Hoden hatten 563 die normale Chromosomenzahl 30, 9 hatten die abweichende Zahl 31, da hier die beiden X-Chromosomen nicht konjugiert hatten und als univalente Elemente vorlagen. In der Anaphase der ersten Reifeteilung bleiben sie liegen und werden nicht in den Kern der Spermatozyte II. Ordnung aufgenommen. So entstehen Spermatozoën mit 29 Chromosomen, ohne X-Chromosom. Befruchten sie ein Ei mit 30 Chromosomen, so entsteht ein Ausnahmsweibchen mit 59 Chromosomen, dessen X-Chromosom von der Mutter stammt (matroclines ♀), gelangen sie in ein Ei mit 29 Chromosomen, so entstehen Ausnahmsweibchen mit 58 Chromosomen ohne X-Chromosom.

Die Ausnahmstiere von *F. casta* mit 60 Chromosomen werden dieselbe Entstehungsweise durch Nichttrennen, »Non-Disjunction« nach Bridges, der X-Chromosomen und Liegenbleiben derselben in der Reduktionsteilung, haben.

4. Das entscheidende Experiment für die Richtigkeit der Deutung dieser Chromosomenverhältnisse (die Nachzucht eines Ausnahmsweibchens mit 58 Chromosomen, diese müßte aus lauter Weibchen bestehen!) steht noch aus.

5. An einem andren Objekt liegt es dafür schon mit positivem Ergebnis vor: In den Kreuzungsergebnissen von Doncaster an *Abraxas grossulariata* und *lacticolor*. Eine ganze Kette von sonst ungeklärten Beobachtungstatsachen findet dadurch eine glatte Lösung.

6. In den Untersuchungen von Bridges an *Drosophila* besteht ein Parallelfall von Non-Disjunction. In beiden Fällen findet diese im monogametischen Geschlecht statt (bei den Schmetterlingen im männlichen, bei *Drosophila* im weiblichen). Sie ist vielleicht verursacht durch Inzucht und führt möglicherweise zur Parthenogenese.

Geleitwort.

Die vorliegende Arbeit, die im sachlichen Teil allerdings noch in Berlin-Dahlem ausgearbeitet wurde, ist die erste, die hervorgeht aus dem neuen biologischen Privatinstitut von Dr. C. B. Haniel, in das mich das Vertrauen meines Freundes berief. Mit der Errichtung des Institutes erfüllte sich ein längst gehegter Lieblingsgedanke Dr. Haniels, und ich möchte wünschen, daß seine Hoffnungen, der deutschen Wissenschaft, vielmehr der Wissenschaft überhaupt damit einen Dienst zu leisten, sich erfüllen.

Zitierte Literatur.

Bridges, B. Calvin, 1916. Non-Disjunction as proof of the Chromosome theory of heredity. — Genetics I.

Doncaster, L., 1913. On an inherited tendency to produce purely female families in Abraxas grossulariata, and its relation to an abnormal chromosome number. Jour. Gen. III.

— 1914. Chromosomes, heredity, and sex. Q. J. M. S. 39.

— 1914. On the relations between chromosomes, sex, and sex-determination in A. grossulariata. Journ. Gen. IV.

Doncaster, L., 1915. Kurze Notiz in Nature, June 10.

Freer, 1895. Kurze Notiz in Ent. Record. Vol. VI.

Goldschmidt, R., 1913. Vortrag Correns-Goldschmidt über Geschlechtsvererbung. Berlin, Bornträger.

— 1920. Untersuchungen über Intersexualität. Z. f. ind Abst. u. Vererb. Bd. XXIII.

— 1921. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III, der Melanismus der Nonne, Lymantria monacha L.

Hartmann, Aug., 1871. Die Kleinschmetterlinge Münchens.

Seiler, J., 1914. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. f. Zellf. Bd. XIII.

— 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre. Bd. XVIII.

— 1920. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. I. Die experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung. Arch. f. Zellf. Bd. XV.

— 1921. Geschlechtschrom. Untersuchungen III, in Druck. Arch. f. Zellf. Bd. XVI.

Stevens, N. M., 1908. The chromosomes of Diabrotica. Jour. Exp. Zool. V.

— 1912. Further observations on supernumerary chromosomes and sex-ratios in Diabrotica soror. Biol. Bull. 22.

Wilson, E. B., 1907. Note on the chromosome groups of Metapodius and Banasa. Biol. Bull. 12. 1909, 1910. Studies V und VI. Jour. Exp. Zool. 6 und 9.

Tafelerklärung.

Sämtliche Photographien sind unretuschierte Originalaufnahmen. Vergr. etwa 2000 ×.

Fig. 1—5. Metaphase der ersten Reifeteilung im Ei von *Fumea casta*. Bei 1—4 das X-Chromosom sichtbar.

Fig. 6—7. Dasselbe von *Fumea* (*crassiorella*?).

Fig. 8. Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung im Ei von *Fumea casta*, mit 30 Chromosomen, das X-Chromosom liegt tiefer, ist infolgedessen nicht sichtbar.

Fig. 9—11. Anaphasen der ersten Reifeteilung von *Fumea casta* 9 mit nachhinkendem X, 11 mit wenig Eliminationschromatin.

Fig. 12. Tochterplatte der ersten Reifeteilung mit 30 Chromosomen.

Fig. 13. Vorgerückte Anaphase.

Fig. 14. Metaphase der zweiten Reifeteilung.

Fig. 15—16. Zwei zusammengehörige Tochterplatten der ersten Reifeteilung, 15 mit 31, 16 mit 30 Chromosomen.

Physiologische und morphologische Deutung der im Protoplasma der Drüsenzellen außerhalb des Kernes vorkommenden Strukturen.

Von

Hildegard Lutz.

(Aus dem zoologischen Institut München.)

Mit Tafel IV u. V und 4 Textfiguren.

Inhalt:

A. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Deutung der außerhalb des Kernes vorkommenden Strukturen der Drüsenzellen, die unter verschiedenen Namen als Nebenkern, Chromidien, Mitochondrien beschrie-

ben worden sind und deren ...ige Beziehungen, ihr Verhältnis zum Kern und zu den Funktionen der Zelle noch nicht geklärt sind.

Ungefähr um die Mitte des vorigen Jahrhunderts wandte sich die Aufmerksamkeit der Histologen den außerhalb des Kernes gelegenen Strukturen des Protoplasmas zu. Den ersten Hinweis auf die Möglichkeit einer allgemeinen Strukturtheorie gab Bruecke 1861 in seiner Schrift »Über die Elementarorganismen«. Es folgten zahlreiche Einzelbeobachtungen über extranukleäre Gebilde, vor allem 1867 la Valette St. Georges epochemachende Entdeckung des »Nebenkerns«, eines in Spermatiden, besonders von Insekten neben dem Kern auftretenden Körpers, der bei der Entstehung der Spermie zu dem Schwanzfaden in Beziehung tritt. Dann wiesen in somatischen und in Geschlechtszellen Koelliker, Friedrich, Eberth, Pflueger, v. Kupffer, R. Heidenhain, Hensen u. A. feinere körnelige und fädige Strukturen im Plasma nach, bis sich schließlich Bestrebungen geltend machten, die Fülle der Formen unter einheitlichen Gesichtspunkten in einer umfassenden Grundstruktur zu vereinigen.

Gestützt auf zahlreiche Eigenbeobachtungen über die körneligen Bestandteile des Protoplasmas und auf die Befunde anderer Autoren, besonders auf P. Ehrlich, erhob Altmann 1886 das Granulum zur Elementarstruktur der Zelle, wobei er allerdings über die tatsächlichen Beobachtungen hinausging. Der Inhalt seiner Theorie sei hier in Kürze zusammengefaßt: Die Zelle selbst darf nicht als morphologische und biologische Einheit betrachtet werden, sondern ist als eine zusammengesetzte Bildung aufzufassen, als eine Kolonie elementarster Lebewesen; diese »Elementarorganismen oder Bioblasten« treten lediglich unter unscheinbaren Formen auf als Granula und besitzen die Fähigkeit der Assimilation, des Wachstums und besonders der Selbstteilung, sie können sich verschieden differenzieren und sehr verschiedenartige Funktionen in der Zelle übernehmen; alle geformten Zellprodukte nehmen in ihnen ihre Entstehung. Diese Theorie sollte jedoch kein abgeschlossenes System darstellen, vielmehr hat Altmann stets betont, daß er sich das Recht wahren müsse, auf Grund neuer Forschungen seine Ansicht zu modifizieren, und die wichtigste Änderung besteht darin, daß er die zuerst unbeachtete Intergranularsubstanz als die eigentliche Matrix, aus der die Granula entstehen, anerkannte. — Wenn auch die spekulativen Betrachtungen über die »Elementarorganismen« weit über die exakte Forschung hinausgriffen, so hat Altmann doch das Verdienst, die biologische Bedeutung der Granula und ihre Entwicklung als erster eingehend dargestellt zu haben. Aber diese tatsächliche Bedeutung konnte die Granulalehre nicht vor der vernichtenden Kritik ihrer Gegner retten.

Die Führung im Kampf gegen A... ...s übernahm FLEMMING. Er hielt seinerseits die Fäden, das Cytomitom, nur die einzige bedeutungsvolle Struktur des Protoplasmas und erklärte ausdrücklich, daß jene Körnungen nur als Bestandteile der Plasmafäden (Fila) zu betrachten seien, nicht als eigene Strukturen der Zelle selbst. Da er das ganze Gebiet der Körner, der Cytomikrosomen vollkommen außer acht ließ, übersah er die mannigfachen Berührungspunkte, die seine Mitomlehre und die Granulalehre aufweisen, und stand jener Ansicht unversöhnlich gegenüber; auch die biologische Bedeutung der ALTMANNschen Forschung ignorierte er vollkommen. »FLEMMING blieb bis zuletzt der ausschließliche Morphologe; wozu seine Fädchenwerke nutze sind, darauf hat er eigentlich niemals eine rechte Antwort gegeben. FLEMMING übersah es, daß die Dinge in der Zelle (Körnchen, Fädchen, Netze, Bläschen) außerordentlich unscheinbar sind, und daß erst die Beziehung zur Physiologie diesen Fragen eigentliche Bedeutung geben kann, ja daß erst diese Beziehung es ermöglicht, die vielfach recht ähnlichen und ewig voneinander abweichenden Einzelbeobachtungen in natürliche Gruppen zu sondern.« (M. HEIDENHAIN.) Trotz dieser Schwächen trug die durch FLEMMINGS Autorität gedeckte Mitomlehre den Sieg davon. Immerhin fand die Granulalehre noch warme Verteidiger, besonders in ARNOLD, der seine Plasmosomen mit den ALTMANNschen Granula in der Plasmosomen-Granula-Theorie vereinigte. In weitere Kreise drang die Erkenntnis des Wahrheitsgehalts der Granulatheorie erst durch die Untersuchungen BENDAS über Mitochondrien.

Der Forscher selbst berichtet darüber folgendermaßen: »Ausgehend von gelegentlichen Beobachtungen im funktionierenden Hoden einiger Säugetiere gelang mir die Ausarbeitung einer besonderen Methode, durch die sich eine morphologisch wohlcharakterisierte Körnerart darstellen und an den verschiedensten Fundorten und in mannigfachen Verwendungen im Aufbau der Zelle verfolgen ließ. Ich fand sie zunächst in den männlichen Geschlechtszellen verschiedener Tierklassen beim Aufbau des Spermiums beteiligt, ging ihr alsdann in den Bildungszellen der Spermien und deren Vorformen nach, sah sie dann in weiblichen Geschlechtszellen, zahlreichen Körperzellen, besonders Epithelien und Muskeln und überzeugte mich von ihrem Vorkommen an der tiefsten Stelle der ontogenetischen Reihe, den Blastomeren, und an der tiefsten Stelle der phylogenetischen Reihe, den Protozoen. Als ich festgestellt hatte, daß sie stets neben den anderen Zellorganen eine Sonderexistenz führen, die sich in hervorragender Weise durch ihr isoliertes Fortbestehen während der Mitose und sogar in Andeutung einer Sondermitose (Blaps) äußerte, bin ich zu dem Schluß gelangt,

daß in der genannten Körnung ein spezifischer Bestandteil der tierischen Zelle, ein Zellorgan, zu erblicken ist, für welches ich den Namen: Mitochondria, Fadenkörner, vorschlug«. Fädchen, die auch nach dieser Methode sich darstellen ließen, wurden als identische Zellstruktur Chondriomiten oder Chondriokonten getauft und von Meves mit den Flemmingschen Fila verglichen, der dadurch eine Einigung zwischen Granula und Mitomlehre zu erzielen strebte. Ferner suchte er die Bedeutung dieser Strukturen für die formative Tätigkeit auch in der Benennung auszudrücken und führte statt der Bendaschen Bezeichnung die Namen: Plastochondrien, Plastosomen und Plastokonten ein. Wie aus Bendas Definition hervorgeht, hielt er zunächst die von ihm ausgearbeitete Methode für eine spezifische. Diese Ansicht erwies sich als irrig. Heidenhain betont, daß physikalische Momente die Leistungsfähigkeit der Methode beeinflussen. Unter den eigentlichen Mitochondrienforschern ließ zunächst Duesberg vorsichtig den Spezifitätsbegriff fallen; die Mehrzahl der Autoren einigte sich dahin, daß die Lipoide nach dieser Methode konserviert und gefärbt werden und daß es sich der Hauptsache nach um Lipoidfärbung handelt, daß aber auch ganz heterogene Dinge wie Nerven- und Muskelfibrillen, Eiweißkügelchen, Zentriol, ja sogar Chromatin sich gelegentlich durch Bendas Methode darstellen lassen. Immerhin läßt sich der Begriff Mitochondrien aufrecht erhalten für alle die Körner, Körnerkettchen und Fädchen, die sich nach jener Methode ausgesprochen lebhaft färben und als selbständige Gebilde im Zellplasma auftreten und hier einer bestimmten Funktion vorstehen.

Alle diese Theorien beschäftigen sich einseitig mit der Morphologie und Biologie der Strukturen des Protoplasmas ohne auf den Hauptfaktor im Zellenleben, den Kern, und seine etwaigen Beziehungen zu diesen Gebilden zu achten. Sie wurzeln eben zum Teil noch in jener Epoche, da das Protoplasma als der Hauptsitz des Zellenlebens gedeutet wurde und man mit dem ruhenden Kern noch nichts anzufangen wußte. Inzwischen war aber doch namentlich durch die Beobachtungen der Befruchtungsvorgänge die Bedeutung des Kerns klar zutage getreten, und nachdem er als Träger der Vererbung eine hervorragende Stellung gewonnen hatte, erfuhr er auch in den somatischen Zellen eine höhere Bewertung. Der ausgiebigste Versuch die Bedeutung des Kernes und der Plasmastrukturen von einem einheitlichen Gesichtspunkt zu erfassen, ist zunächst die Ergastoplasmalehre von Garnier 1897, M. und P. Bouin und Prenant 1900. Alle die fädigen und körnigen Strukturen stehen mit der Funktion der Zelle in engster Beziehung, daher Ergastoplasma genannt, sie repräsentieren ein Cytoplasma von höherer Wertigkeit, ein »protoplasma supérieur«,

ein Cytochromatin, das ist eine morphologisch gesonderte Substanz, die dem Chromatin nahesteht. Während Prenant nur eine Verwandtschaft mit dem Kern und eine indirekte Beteiligung des letzteren betont, spricht Garnier die Ansicht aus, daß sich im Ergastoplasma »matières chromatiques fournies par le noyau« mit den plasmatischen Fäden vereinigen. Die Art und Weise der Abgabe der Substanzen durch den Kern blieb hier noch unbestimmt.

Erst Goldschmidt 1904 machte den Kern vollkommen zum Mittelpunkt der Zellentätigkeit und zur Quelle jeglicher Plasmadifferenzierung. Ausgangspunkt seiner Betrachtungen bildete der von R. Hertwig in der Protozoenzelle entdeckte Chromidialapparat. Im Plasma von Aktinosphaerium Eichhorni fand Hertwig 1899 zahlreiche, oft in Stränge gelagerte chromatische Körperchen, die nachweisbar aus dem Kern entstehen und denen er 1902 den Namen Chromidien gab. An diese Struktur schließt sich eine Einrichtung, die sich bei beschalten Rhizopoden findet, ein extranukleäres chromatisches Netz, der Chromidialapparat, aus dem sich Kerne neu bilden können, wie 1899 bei Arcella bewiesen wurde. Durch ähnliche Beobachtungen kam Schaudinn 1903 zum Schluß, daß diese Struktur nichts anderes sei als verteilte Geschlechtskernsubstanz. Der Begriff Chromidium hatte sich dadurch etwas verschoben, wie Hertwig 1904 betont: »Die physiologische Wertigkeit von Chromidium und Chromidialnetz ist nicht ganz die gleiche. Das Chromidialnetz der Thalamophoren ist nach meiner Auffassung der Hauptsitz der funktionellen Tätigkeit des Kernes; es kann daher auch der Ausgangspunkt für die Bildung neuer Kerne werden. Die Chromidien des Aktinosphaerium dagegen scheinen mir vorwiegend überschüssige, aus dem Kern heraustretende und ohne weitere Funktion zugrundegehende Teile zu sein.«

Diese Begriffe sucht nun Goldschmidt 1904 aus dem Rahmen der Protozoenzelle herauszuheben und für die gesamte Zellenlehre fruchtbar zu machen, indem er das Chromidialnetz, soweit es Geschlechtskernsubstanz ist, einfach ausschaltete und die Hypothese aufstellte, daß alle Strukturen im Plasma — Ergastoplasma und Mitochondrien — aus Chromidien hervorgingen, d. h. »als somatisches Chromatin, das aus dem Kern stammend im Plasma sich befindet und hier eine bestimmte Rolle spielt«, aufzufassen seien und daß alle lebhafte Tätigkeit der Zelle durch den Austritt von Chromatin ins Plasma eingeleitet werde. Daran knüpfte sich dann die Chromidialapparattheorie:

1. »Jede tierische Zelle ist ihrem Wesen nach doppelkernig: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern. Ersterer steht den somatischen Funktionen, Stoffwechsel und Bewegung, vor und kann

vorwiegend Stoffwechsel- oder Bewegungskern sein. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen, denen auch die Fähigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern zu erzeugen.«

2. »Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinukleus vereinigt. Die Trennung kann in mehr oder minder hohem Maße erfolgen; eine völlige Trennung ist selten, am häufigsten eine Trennung in einen vorwiegenden propagatorischen, aber doch gemischten Kern, den Zellkern im gebräuchlichen Sinne, und die Hauptmasse des somatischen Kerns, den Chromidialapparat.«

3. »Die vollständige Trennung beider Kernarten dürfte nur in wenigen Fällen vorliegen, im Zusammenhang mit der Fortpflanzung bei den Protozoen, ferner in der Ovogenese und Spermatogenese der Metazoen.«

4. »In den Gewebszellen kann die Trennung garnicht bemerkbar sein, wie in den meisten nicht lebhaft funktionierenden Zellen, auch in den ausgebildeten Eizellen.« »Deutlich wird dann die Trennung, wenn Teile des somatischen Kerns ins Plasma gelangen, hier Chromidien bildend. Bei Drüsenzellen besonders tritt dies in regelmäßigen Perioden ein, bei Eizellen während der Dotterbildung« . . »der somatische Kern liegt als Chromidialapparat im Plasma, steht aber in engster Verbindung mit dem vorwiegend propagatorischen Kern, von dem aus er immer neu ersetzt wird«. Ferner »noch wesentlich deutlicher wird die Daseinsäußerung des somatischen Kerns in den Zellen, die uns Bildungen von Chromidialfäden und Chromidialkörpern zeigen, also den als Pseudochromosomen, Mitochondrien, Dotterkernen, Ergastoplasma bekannten Gebilden.«

Gegen die Kerndualitätstheorie wurden aber besonders von R. Hertwig so schwerwiegende Bedenken erhoben, daß es besser schien sie von der Chromidiallehre zu abstrahieren, so daß nunmehr unter dem Chromidialapparat die extranukleären Strukturen, die dem Kern entstammen und mit der Zellfunktion in Verbindung stehen, zusammengefaßt wurden. Da jedoch der Chromatinaustritt nur in seltenen Fällen nachweisbar war, wurde schließlich der Begriff gelockert und von manchen Autoren gemeinhin jede basophile Struktur als Chromidium gedeutet, so daß z. B. auch Arnold einen Übergang seiner plasmogenen Plasmosomengranula in Chromidien annehmen konnte. Um einigermaßen Klarheit zu wahren ist es unbedingt notwendig den Begriff Chromidium nur für Strukturen, die tatsächlich dem Kern entstammen, festzuhalten und überall, wo dieser Ursprung nicht einwandfrei festgestellt ist, einen weniger verbindlichen Namen, etwa metachromatische oder basichromatische Struktur oder ähnliche zu wählen.

Aus diesem kurzen Überblick über die Ansichten der verschiedenen

Forscher geht hervor, daß sich hier hauptsächlich zwei Richtungen gegenüberstehen: Die einen betrachten den Kern als Ausgangspunkt der formativen Zelltätigkeit, die anderen schreiben dem Plasma die Fähigkeit selbständiger Funktion zu, und dementsprechend werden auch die in der Zelle auftretenden Strukturen von der einen Seite als mehr oder minder umgebildete Kernderivate, von der anderen Seite als Plasmaprodukte angesprochen.

Unsere Aufgabe ist es nun, die Strukturen einer Drüsenzelle auf ihre Art, Entstehung und ihre Bedeutung im Leben der Zelle, ihre wechselseitigen Beziehungen und ihr Verhältnis zum Kern zu untersuchen und zu prüfen, ob sich die tatsächlichen Befunde ganz oder teilweise mit den Theorien vereinen lassen oder ob wir diese ablehnen müssen.

Material und Technik.

Als Untersuchungsmaterial diente die Mitteldarmdrüse von *Planorbis corneus*. Diese Verdauungsdrüse der Mollusken, die gewöhnlich als Leber oder auch als Hepatopankreas bezeichnet wird, erfüllt die vereinigten Funktionen der Drüsen des Wirbeltierdarmkanals und ist sowohl ein resorbierendes wie sezernierendes Organ. Sie zerfällt in zwei große, wieder in Unterabteilungen getrennte Lappen, deren jeder mit einem besonderen Ausführungsgang mündet. Die Oberseite der »Leber« wird nach außen von einer besonderen Membran überzogen, die Barfurth zuerst entdeckt hat und die außen von bindegewebigen Elementen, innen nach der Leber zu von Muskelfasern gebildet wird und sich oft tief zwischen die Follikel einsenkt. Außerdem sind die einzelnen Coeka durch lockeres Gewebe miteinander verbunden, das Leydig mit dem Namen »Bindesubstanzzellen« belegte, da es sich überall findet, wo bei höheren Tieren das Bindegewebe entwickelt ist, während Barfurth es in seiner Gesamtheit als Hüllgewebe der Follikel, als membrana propria bezeichnet. Die Ausführungsgänge der Drüse sind mit einem Flimmerepithel bekleidet: in den Hauptstämmen aber und in den Buchten tragen die Zellen keinen Wimperbesatz, und da sich die Elemente der Follikel nicht wesentlich von denen der Hauptstämme unterscheiden, dürfen wir die Hepatopankreas wohl als eine tubulöse Drüse ansprechen. Die einzelnen Zelle differenzieren sich gemäß der doppelten Funktion des Organs in Sekretions- und Resorptionszellen. Beide lassen sich leicht voneinander unterscheiden. Erstere sind groß, rundlich-oval mit großem Kern und großem Nukleolus, letztere erheben sich auf schlankem Stiel, der oft kaum bis zur Membrana propria zu verfolgen ist, schwellen am Vorderende stark an und ragen weit ins Drüsenlumen vor, der Kern ist klein, langgestreckt mit punkt-

förmigem Nukleolus. In den sezernierenden Zellen treten die Strukturen im Protoplasma außerordentlich scharf hervor, so daß sich in ihnen ein günstiges Objekt zur Untersuchung der oben gestellten Fragen bot, doch mußten — wie sich im Verlauf der Arbeit zeigen wird — auch die Resorptionszellen in den Kreis der Beobachtungen einbezogen werden.

Um bei der Mannigfaltigkeit der Formen einige Ordnung in der Darstellung zu wahren, soll zunächst in den einzelnen Zellen die Morphologie der einzelnen Strukturen — vielleicht etwas gewaltsam — gesondert und dann erst die Gesamtheit der Bestandteile in ihrer biologischen Bedeutung im Zusammenhang mit der Funktion der ganzen Drüse betrachtet werden.

In der Technik wurden in gleicher Weise die Methoden der Mitochondrien- wie die der Chromidienforscher berücksichtigt.

Für Mitochondrienpräparate erwies sich die von Duesberg und Meves 1908 modifizierte Benda-Methode einer Chrom-Osmiumfixierung mit darauffolgender Beize mit Holzessig, Chromsäure und Kalium-Bichromat verbunden mit Kristallviolettfärbung am sichersten. Weniger befriedigende Bilder lieferte die Säurefuchsinfärbung nach Fixierung im Altmannschen Gemisch, hier wurden weder nach dem Verfahren Altmanns noch nach der von Hoven benützten Modifikation von Schridde günstige Resultate erzielt. Die von Schultze so warm empfohlene Hämatoxylin-Osmiummethode fixiert und färbt allerdings die Mitochondrien, doch trifft auch sie der Vorwurf, den Benda gegen die Eisenhämatoxylinfärbung der Nancyer Schule erhebt: »Sie hat den Vorteil alles bei geeigneter Behandlung zu färben, aber den Nachteil — nichts tinktorell unterscheiden zu können,« so daß sie die komplizierte, im gewissen Sinne immerhin »spezifische« Kristallviolettfärbung nicht ersetzen kann.

Im übrigen wurden Sublimat und seine Gemische, Sublimateisessig und die von Petrunkewitsch zusammengestellte Fixierungsflüssigkeit, ferner Formol-Bichromat nach Bouin und Osmiumgemische zur Fixierung verwendet und die Schnitte mit Safranin-Lichtgrün und mit Hämatoxylin sowohl nach Angaben von Heidenhain als auch von Delafield gefärbt, und die nach letzter Methode behandelten Präparate einer weiteren Tinktion mit Eosin unterzogen. Zur Darstellung der fädigen Strukturen eignet sich die Konservierung nach Petrunkewitsch und Bouin am besten. Der Eisessiggehalt der einzelnen Gemische ist möglichst zu reduzieren, da sonst die Körnungen im Plasma verquellen oder in Lösung gehen. Außerdem wurde Material in 96% Alkohol konserviert zur Darstellung des Glykogens nach der Bestschen Karminfärbungsmethode und zu Verdauungsversuchen.

Die Schnittdicke wechselte zwischen 2 und 5 μ.

B. Ausführung.

I. Beschreibender Teil.

1. Die Sekretzellen.

In der normal arbeitenden Drüse zeigen die Sekretzellen große, rundlich-ovale Gestalt mit breiter Basis; wenn die Zelle im Winkel des Follikels liegt, nimmt sie häufig die Form eines Trapezes oder eines gleichseitigen Dreiecks an, dessen Höhe meist größer ist als die Grundlinie, in seltenen Fällen hinter ihr zurückbleibt. In einem zartwebigstrukturierten Plasma liegt in der unteren Hälfte der Zelle der große rundliche Kern mit einem großen Nukleolus und einer sehr deutlichen Kernmembran. Im Zellplasma finden wir zweierlei Strukturen, die sich nach ihrem färberischen Verhalten unterscheiden lassen und die wir gesondert besprechen wollen: 1. Die Mitochondrien, 2. Die basophilen Fäden. Dazu kommt noch das Zellprodukt: Das Sekret. Diese drei Elemente sind in der Zelle regelmäßig verteilt, so daß wir von der Basis zur Spitze eine Mitochondrien-, eine basophile Zone und das Bereich des Sekrets schon bei oberflächlicher Betrachtung unterscheiden können. Je nach dem Funktionszustand der Drüse kann die eine oder andere Struktur überwiegen und die anderen zurückdrängen.

a. Die Mitochondrien.

In der normalen Zelle zeigt sich an der Basis ein dichter, dunkler Körnchensaum, der sich besonders in Benda-Präparaten tiefblau mit Kristallviolett färbt und den Bildungsherd der Mitochondrien darstellt. Die Körnchen sind dem Plasma eingelagert und variieren untereinander außerordentlich an Gestalt und Größe (Tafel IV, Fig. 1 u. 2). In jungen Zellen und bei erneuter Zellfunktion auftretend, sind sie zart und punktförmig, in älteren Zellen und bei lebhafter Zelltätigkeit zeigen sie einen größeren Durchmesser. Wir dürfen ihnen daher vielleicht die Fähigkeit selbständigen Wachstums zuschreiben. Oft liegen zwei Mitochondrien von mittlerer Größe so nahe aneinander, daß wir vermuten könnten hier eine Teilung zu sehen, und auch die plumpen Körner sind manchmal biskuitartig vereint. Unter den heranwachsenden Formen treten auch ring- und hantelartige Bilder auf, auch erscheinen größere Körner vorn und hinten fadenartig ausgezogen. Am häufigsten aber zeigen die Körner die Neigung sich kettenartig meist zu drei und vieren anzuordnen; die einzelnen Körner sind von verschiedenem Durchmesser und der Größe nach aneinandergereiht, das dickste letzte trägt manchmal noch ein kleines schwanzartiges Fädchen oder ein winziges Körnchen. Solche Kettchen

finden sich hauptsächlich im mittleren Teil der Zelle und bilden hier die »Chondriokonten«, die bei schwächerer Vergrößerung als Fädchen erscheinen, bei stärkeren Systemen aber einen körnigen Aufbau erkennen lassen. Die Chondriokonten scheinen teils durch Streckung der gedrungenen Körnerkettchen, hauptsächlich des Verbindungsgliedes, teils durch Aneinanderreihung kleiner Dreikörnerkettchen zu entstehen und legen sich ihrerseits wieder zu längeren, verästelten Fäden zusammen. Die Textfig. 1 soll die Mannigfaltigkeit der Mitochondrienformen zeigen; an dem dabei abgebildeten Kern und der Sekretkugel läßt sich ihre relative Größe ermessen. Im vorderen Abschnitt der Zelle lösen sich die Chondriokonten wieder auf; zunächst zeigen sich kleine Ballen von 4 oder 5 Körnchen, später aber liegen die Mitochondrien einzeln am distalen Zellende zwischen den großen Sekretballen und dem feinkörnigen reifen Sekret verteilt. Auch in den Sekretballen treten häufig Körnchen auf, die in



Fig. 1.
Verschiedene Formen der Mitochondrien.
Okular 12 Immersion ZEISS Apochromat 2 mm. Zeichentisch in Objekttischhöhe.

ihrem färberischen Verhalten mit Mitochondrien übereinstimmen; sie sind vielleicht Mitochondrienderivate; als echte Mitochondrien kann man sie nicht auffassen, da sie mit dem Eintritt in das geformte Sekret ihre Selbständigkeit verloren haben.

Um aber das Verhältnis der Mitochondrien zum Sekretionsverlauf zu klären, wurde der Rhythmus der Drüsentätigkeit durch Hungerexperimente, durch Atropin- und Pilokarpineinwirkung verändert.

Die Hungerzeit wurde bis auf 6 Monate ausgedehnt. Erst nach 3—4 wöchentlichem Hunger lassen sich Veränderungen der Drüsenstrukturen erkennen: Der Mitrochondriensaum wird immer kümmerlicher und schwindet allmählich, während die basophilen Substanzen besondere Formen annehmen, die im nächsten Abschnitt eingehend erörtert werden; vor allem aber staut sich das Sekret in großen Massen an und erfüllt fast die ganze Zelle, indem es die anderen Strukturen immer mehr verdrängt. Im 2. und 3. Monat treten deutliche Hungerbilder auf: (Tafel IV, Fig. 5)

an der Basis liegen nunmehr einzelne wenige Körnchen: die Mitochondrien, die in der inneren Zelle im Plasma zerstreut lagen, schließen sich zu Chondriokonten zusammen, die häufig hakenförmig gebogen oder korkzieherartig gewunden erscheinen; sie sind feiner und zarter als in der normalen Drüse. Während des 4. Monats starben schon einige Tiere ab; in den Drüsen der Überlebenden traten schon Degenerationsanzeichen auf: die Zellen schrumpfen, der Kern wird kleiner, chromatinärmer, die Kernmembran gefaltet (Tafel IV, Fig. 9); die sechsmonatige Hungerzeit überlebten überhaupt nur 25—30% der Versuchstiere. Hier zeigen die Zellen im Kern wie in den anderen Strukturen weitgehenden Zerfall (Tafel IV, Fig. 10). Das Volumen der Zellen hat sich bedeutend vermindert, das Protoplasma ist trüb, vakuolisiert und zum Teil geronnen, der Kern erscheint fingerförmig gelappt, äußerst chromatinarm: sonstige Drüsenstrukturen zerfallen, die Mitochondriensubstanz ist zu kleinen Brocken verklumpt.

Die gleichen Bilder zeigten sich, wenn die Drüsentätigkeit durch Atropineinwirkung gelähmt wurde. Die Tiere wurden auf 6—24 Stunden in eine Lösung von 1,5 ccm 1% Atropinsulfat auf 100 ccm Wasser gesetzt. Auf diese Weise vollzieht sich die Einwirkung des Alkaloids langsam, und das allmähliche Schwinden der Energie des Tieres läßt sich leicht beobachten. Die plötzliche Einwirkung des Giftes durch Injektion, wie sie bei höheren Tieren gebräuchlich ist, ruft bei unserem Objekt schwere Schädigungen, Platzen der Zellen, ja Zerreißung der ganzen Gewebe hervor, und mußte deshalb vermieden werden. In den Zellen der in ihrer Tätigkeit durch Atropineinwirkung gehemmten Drüse findet an der Zellbasis keine Neubildung der Mitochondrien mehr statt, der Saum schwindet bis auf wenige Körnchen; in der übrigen Zelle zeigen die Mitochondrien, ganz wie beim Hungerversuch, die Neigung sich zu schrauben- und häkchenförmigen, gewundenen und gebogenen Chondriokonten zusammenzulegen (Tafel IV, Fig. 7 und 8).

Die Experimente der Pilokarpinreizung erwiesen sich für das Studium der Mitochondrien ungünstig. Die Tiere wurden 6—12 Stunden in einer 0,1 % wässerigen Pilokarpinlösung gehalten; die Drüsen zeigten das Bild einer lebhaften Tätigkeit, doch ergaben sich bei sonst richtiger Behandlung keine deutlichen Mitochondrienbilder, so daß ich hier nur Champys Beobachtung bestätigen kann, »que la pilocarpine détruit la substance mitochondriale«.

Bessere Resultate ergaben die Versuche einer starken Fütterung der Hungertiere. Es wurden hierzu Tiere gewählt, die im dritten Monat des Hungers standen, deren Zellen also deutliche Hungerstrukturen ohne

Degenerationserscheinungen zeigten. Im Gegensatz zu den gefräßigen Landschnecken verhalten sich diese Hungertiere bei erneuter Fütterung ziemlich mäßig. Nach kurzer Freßtätigkeit verlassen sie den Futterplatz im Aquarium und schwimmen 2—3 Stunden lang im Wasser herum, bis sie wieder dem Futter nachkriechen, um bald darauf von neuem herumzuschwimmen. Infolgedessen befindet sich auch die Verdauungsdrüse nur in langsamer Tätigkeit. Die Leber der Tiere, die $^1/_2$ Stunde nach Nahrungsaufnahme getötet wurden, ist von der eines Hungertieres nicht zu unterscheiden. Dann wurden die Tiere im Abstand von 2, 4, 6, 12, 18, 24, 36, 48 Stunden und von da im Abstand von 24 Stunden bis zum 10. Tag getötet und auf Schnittbildern untersucht. Erst nach etwa 10 Stunden läßt sich das Auflösen des Sekrets als wichtigste Veränderung im Zellbild konstatieren, und während der ersten zwei Tage verbraucht das Tier das während der Ruhe aufgespeicherte Sekret, und demgemäß vollzieht sich auch die Neubildung der Zellstrukturen äußerst langsam. Erst am 3. oder 4. Tage nach Fütterungsbeginn vermehrt sich die Zahl der vereinzelten Körnchen an der Basis. Die neu auftretenden Mitochondrien sind zarter als die der normalfunktionierenden Zelle; Doppelkörnchen sind äußerst selten und stets von größerem Durchmesser. Die einzelnen Körnchen verteilen sich rasch über die ganze Zelle und finden sich rings im Plasma verstreut, ehe sie sich noch an der Basis zu einem dichten Saum zusammengeschlossen haben, was am 6.—8. Tage eintritt. Im mittleren und vorderen Teil legen sie sich allmählich kettchenartig hintereinander, erst 8 Tage nach Futterbeginn kommt es zur Bildung der Chondriokonten, so daß die Zelle wieder einer normalen gleicht.

Über das Auftreten der Mitochondrien in der embryonalen Drüse konnte ich leider aus Mangel an Material nur wenige Beobachtungen machen. Zunächst finden wir in allen embryonalen Zellen reichlich Mitochondrien, anscheinend regellos im Plasma verteilt. Auch in den Zellen des Darms zeigen die Körnchen noch keine spezifische Anordnung. Die großen dotterhaltigen Entodermzellen gewinnen zum Teil durch Aufnahme der Eiweißmassen aus dem Cocon ein aufgetriebenes Aussehen, zum Teil — besonders vorn — bleiben sie klein und treten in lebhafte Teilungen ein; letztere liefern den Magen, während die eiweißhaltigen Zellen in die Mitteldarmdrüse übergehen. Die Dottermassen erschweren das Schneiden des Objekts ungemein, da sie durch die zur Erzielung einer sicheren Benda-färbung unbedingt notwendige 8tägige Konservierung in dem Chrom-Osmiumgemisch, sowie durch die mehrtägige Nachbehandlung mit Kaliumbichromat und Holzessig außerordentlich spröde werden. Infolgedessen gelang es mir bei meinem spärlichen Material nicht, sichere Präparate zu

bekommen. Da aber die Mitochondrien in sämtlichen dotterfreien Zellen überaus klar hervortreten und nach dem Verschwinden der Dottermassen auch in den Leberzellen reichlich zu sehen sind, so dürfen wir wohl annehmen, daß sie auch in der fraglichen Periode in den Zellen vorhanden sind. Es scheint, daß bei der Differenzierung der Leberzellen die ursprünglich regellos im Plasma verteilten Mitochondrien sich zunächst an den Rändern der Zelle, später aber ausschließlich an der Basis anhäufen. Da ich die Verhältnisse jedoch nicht eingehend studieren konnte, möchte ich diese Andeutungen nur bedingt, vorbehaltlich späterer Untersuchungen geben.

b. Die basophilen Strukturen.

Schon in der lebenden Zelle lassen sich deutliche strangförmige Gebilde erkennen, die sich in der Längsachse der Zelle hinziehen und das gleiche Lichtbrechungsvermögen wie der Kern besitzen. Auf gefärbten Schnittbildern treten sie durch ihre Verwandtschaft zu Kernfarbstoffen außerordentlich deutlich hervor und seien deshalb basophile Strukturen genannt. Sie färben sich lebhaft mit Safranin und mit dem von Heidenhain und dem von Delafield erprobten Hämatoxilin; bei Anwendung der Benda-schen Methode nehmen sie ein braunes Kolorit an. Gegen ihre Umgebung sind sie nicht scharf abgegrenzt, vielmehr verlieren sich ihre feinen Ausläufer im Plasmagerüst. Oberhalb des Körnersaums treten sie zahlreich als parallellaufende, feingeschwungene Fäden auf, die scheinbar aus dem Mitochondriensaum herauswachsen, denn ihre basalen Enden liegen zum Teil noch innerhalb der Mitochondrienmasse und werden bei Benda-Färbung durch die stark violett gefärbten Körnchen verdeckt, so daß erst oberhalb des Saumes die braunen Streifen im Plasma erkannt werden können; umgekehrt verdecken auf Safranin-Lichtgrünbildern die stark basophilen Elemente im umgebenden Plasma das Grün fast völlig und nur ein schmaler grüner Streifen an der Basis weist auf die Bildungszone der Mitochondrien hin. Sie unterscheiden sich also vor allem durch ihr färberisches Verhalten, durch ihre große Affinität zu Kernfarbstoffen und das Ablehnen des Kristallvioletts von den Mitochondrien, ferner aber auch dadurch, daß sie im Gegensatz zu Mitochondrien weder in Essigsäure noch in Alkohol löslich sind. Daraus können wir auf eine weitgehende Verschiedenheit der chemischen Natur der beiden Strukturen schließen. Die Fäden, die zunächst parallel einzeln an der Basis entspringen, vereinigen sich dann zu Fadenbündeln und Strängen, die nach der Mitte der Zelle sich über den Kern hinaus vorschieben (Tafel IV, Fig. 13). Da der große Kern ihrer Bewegung ein starkes Hindernis entgegensetzt, so müssen sie sich an ihm vorbeidrängen und umlagern ihn in dichten Strängen. Bei leb-

hafter Drüsentätigkeit erfüllen die basophilen Stränge oft die ganze Zelle von der Basis bis zur Spitze (Tafel IV, Fig. 14, Tafel V, Fig. 27). Besonders reich sind diese Strukturen nach Pilokarpinreizung entwickelt, die einzelnen Fäden sind zarter und feiner als bei langsamer Sekretion und liegen in der ganzen Zelle so dicht gedrängt, daß bei schwacher Vergrößerung das Plasma eine vollständig diffuse chromatische Färbung zeigt.

Wird die Drüsentätigkeit durch Hunger oder Atropin gelähmt, so zeigen die Fäden die Neigung sich zusammenzuknäueln. Nach einmonatigem Hunger legen sich die Fadenstränge enger zusammen und bilden offene Locken (Tafel V, Fig. 25). Im zweiten Monat rollen sie sich vollkommen ein und bilden Fadenknäuel oder Wickel. Diese eben entstehenden Wickel sind zunächst sehr groß, da die Stränge noch locker und weit aneinander liegen; allmählich schließen sie sich immer fester zusammen, so daß die Wickel kompakter, schärfer konturiert und kleiner werden. Gelegentlich sind auch zwei Locken in einem Wickel vereinigt und zeigen uns das Bild eines zusammengesetzten Wickels (Fig. 18). Solche Formen übertreffen sogar den Zellkern an Größe, während sie im allgemeinen hinter ihm zurückbleiben. Die Wickel liegen meist zwischen Basis und Zellkern und bilden mit den schraubenförmigen Chondriokonten die typische Hungerstruktur der Drüsenzelle. Neue Fadengebilde treten an der Basis nicht mehr auf und alle Filamente im Plasma vereinigen sich in den Wickeln. Im dritten Hungermonat liegen in allen Drüsenzellen 1—9 Wickel, von dem reichen Sekret ziemlich an die Basis gedrängt. Wenn die Wickel in größerer Zahl auftreten, etwa 6—9, dann sind sie kleiner als bei weniger zahlreicher Bildung. Bei längerem Hunger werden sie allmählich zu kompakten Klumpen, bis sie schließlich nach über fünfmonatigem Hunger in regellose Brocken zerfallen. In der degenerierenden Zelle eines sechsmonatigen Hungertiers finden sich zahlreiche, im Plasma zerstreute basichromatische Klümpchen, die auf solchen Zerfall zurückzuführen sind (Fig. 22 und 23).

Ebenso wie das Bildungsmaterial, die Fäden, reagieren auch die Wickel durchweg basichromatisch. Bei Anwendung der Benda-Färbung zeigen sie ebenfalls den braunen Farbton des Chromatins, häufig aber äußerlich eine blaue Kontur. In vereinzelten Fällen gewinnt man den Eindruck, daß sich die Chondriokonten den Wickeln sekundär aufgelagert haben. So zeigt Tafel V, Fig. 8, einen nicht geschlossenen Wickel, von dessen Ende deutlich ein gebogener Mitochondrienfaden ins Plasma zieht. Doch möchten wir derartige, äußerst seltene Verbindungen mehr einem zufälligen Zusammenliegen zuschreiben; denn im allgemeinen zwingt uns ja eine blaue Linie keineswegs, diese Form der Fadenstruktur mit der Mitochon-

driensubstanz zu identifizieren, da die Benda-Färbung, wie eingangs ausdrücklich betont wurde, durchaus keine spezifische ist, sondern von den verschiedensten Strukturen, sogar vom Chromatin selbst gelegentlich aufgenommen wird.

Wenn die Hungertiere nach ungefähr dreimonatigem Fasten erneut gefüttert werden, so können sich auch die Wickel zur fädigen Struktur, wie sie an der normalen Zelle beobachtet wurde, zurückbilden. Zunächst beobachten wir, daß die Wickel, die in der hungernden Drüse an der Zellbasis liegen, sich schon am 2. Tage der Hungerfütterung meist in der Zellmitte vorfinden. Ein Bild einer Zelle 24 Stunden nach Beginn der Nahrungsaufnahme mit mehreren im mittleren Teile der Zelle gelegenen Wickeln gibt Fig. 17. Zur Erklärung dieser Lageveränderung der Wickel können wir mit Heidenhain annehmen, daß bei der Hungerfütterung durch den Austritt des Sekrets in der Zelle eine lebhafte Plasmaströmung entsteht, welche die Wickel nach vorn schiebt. Zugleich läßt sich auch eine allmähliche Lockerung der Wickel erkennen. Diese Abwickelung geht infolge der geringen Freßtätigkeit nur sehr langsam vor sich. Erst am 3. und 4. Tage haben sich alle Wickel in Fadenstrukturen umgebildet, die nun im Gegensatz zur ungestört normal arbeitenden Drüse im vordersten Teile der Zelle liegen und im Laufe der nächsten 24 Stunden verschwinden. Gleichzeitig erfolgt an der Basis die Neubildung der Mitochondrien. Erst wenn der Mitrochondrialapparat schon reich entwickelt ist und sich zum Körnchensaum zusammengeschlossen hat, treten die ersten neuen basophilen Fädchen an der Zellbasis oberhalb der Mitochondrienzone auf.

In den Embryonen lassen sich die basophilen Strukturen erst sehr spät beobachten. Im Plasma der Darmzellen zeigen sich nirgends irgendwelche Andeutungen von Fadenbildung. Erst in jenen Entodermzellen, die sich durch Eiweisaufnahme stark vergrößern und zu Leberzellen entwickeln, treten an der Basis feine parallele Fädchen auf. Zwischen diesen Drüsenzellen liegen an der Basis zahlreiche Zellen, die, anscheinend noch undifferenziert, später zur Vermehrung der Epithelzellen beitragen. Dieser ganze Komplex von Entodermzellen faltet sich zunächst in zwei Aussackungen vom Mitteldarm ab, mit dem sie durch einen schmalen Stiel, den späteren Sammelkanal in Verbindung bleiben. Diese Mitteldarmdrüsensäckchen bilden dann durch rasche Vergrößerung ihres Epithels bald mehrere Follikel. 4 Wochen nach Verlassen des Kokons zeigt das Tier schon zwei ansehnliche Leberläppchen. Die Vermehrungsteilungen im Epithel spielen sich folgendermaßen ab: Ein undifferenzierter Kern wandert von der Basis aus in einem kleinen Plasmaläppchen zwischen

den Drüsenzellen hindurch, bis er an den freien Rand des Epithels zu liegen kommt. Hier teilt er sich mitotisch, wobei sich die Spindel — wie stets in normalen Epithelmitosen — senkrecht zur Längsachse der funktionierenden Drüsenzelle stellt. Die Häufigkeit der Mitosen spricht dafür, daß die Tochterzellen sich noch öfters teilen können. Nach der letzten Teilung senden sie zunächst einen schmalen Fortsatz zur Basis hinab. Sowie er die Membrana propria erreicht hat, verbreitert er sich und drückt die anderen Zellen auseinander. Der Kern wandert in den unteren Teil der Zelle und bildet sich zum großen rundlichen Drüsenkern um. An der Basis der Zelle läßt sich sogar bei Sublimatfixierung ein dunkler Körnchensaum nachweisen; die Mitochondriensubstanz muß also hier sehr stark entwickelt sein, da sie bei einer für sie gar nicht geeigneten Behandlung in Erscheinung tritt; oberhalb des Mitochondriensaumes treten dann in der jungen Zelle zum erstenmal zarte, feine parallele Fädchen auf, die nach der Mitte der Zelle wachsen und sich über den Kern hinaus vorschieben; das Plasma selbst weist vorn eine feine Körnelung auf, bis sich hier Sekretballen und reifes Sekret bilden. In derartig funktionierenden Zellen mit fädiger Struktur konnte nie eine Mitose beobachtet werden, sodaß wir annehmen dürfen, daß nur undifferenzierte Zellen sich teilen und zur Vergrößerung des Epithels beitragen.

Selbstverständlich fehlen den Embryonen sowohl wie später auch den jungen Normaltieren die Wickel. Erst Ende des Monats Dezember konnte in vereinzelten Zellen der im Mai ausgeschlüpften Tiere, die in natürlichen Bedingungen, d. h. kaltem Wasser und winterlicher Nahrungsbeschränkung gehalten wurden, ein Aufknäueln der Fäden beobachtet werden. Doch traten diese Bildungen keineswegs so reichlich auf wie in jenen Tieren, deren Drüsentätigkeit durch vollkommenen Hunger oder durch Atropin einschneidend unterbrochen wurde. —

Da diese Fadengebilde in ihrem färberischen Verhalten auffallend mit dem Kern übereinstimmen, so liegt die Vermutung einer Verwandtschaft beider Strukturen ziemlich nahe. Doch ist schon von Mathews und später von Jörgensen u. a. energisch darauf hingewiesen worden, daß die Farbreaktion allein uns keinen Aufschluß über die chemische Natur der Gebilde liefern kann. Deshalb wurden einige kleine Versuche unternommen, die zeigen sollten, ob die basophilen Fäden und der basichromatische Kern auch in sonstigen chemischen Reaktionen übereinstimmen. Zunächst galt es natürlich die Löslichkeit in den wichtigsten Säuren zu prüfen. Kern und basichromatische Fäden erwiesen sich in Salzsäure, Salpeter- und Essigsäure gleich resistent; von konzentrierter Schwefelsäure wurden sie bei längerer Einwirkung gleich rasch gelöst. Bei Lösungs-

versuchen in 35% Kalilauge blieben beide intakt. Auf Schnitten, die von in Alkohol fixierten Objekten stammten, wurden dann verschiedene Verdauungsmethoden angewandt. Selbst bei 48stündiger Einwirkung von Pepsinglyzerin und 0.2% Salzsäure 1 : 3 zeigten sich Kern und Fäden unlöslich. Weiteres Alkoholmaterial wurde einer Trypsinverdauung in schwach alkalischer Lösung unterworfen: zunächst widerstanden beide Strukturen, nach etwa 2—3 Stunden aber traten an beiden Zerfallserscheinungen auf, und nach 7—8 Stunden waren von beiden nur mehr undeutliche Brocken vorhanden, deren Abstammung von Kern oder Fäden nur dadurch konstatiert werden konnte, daß die Zelle vor und während der Verdauung gezeichnet und die Lage der einzelnen Strukturen genau fixiert worden war. Nun wurde noch ein Versuch unternommen, der die Einwirkung der Magenverdauung nachbilden sollte: die Schnitte wurden kurze Zeit der Pepsineinwirkung ausgesetzt, mit schwach alkalischem Wasser ausgewaschen und dann mit Trypsin weiterbehandelt. Auch hier zeigte sich das gleiche Resultat wie bei einfacher Trypsinverdauung. Wir können also konstatieren, daß die basichromatischen Fäden sich dem Kernchromatin auffallend ähnlich verhalten, daß sie zum mindesten eine der Nukleinsäure ähnliche Komponente enthalten.

c. Das Sekret.

Das Sekret tritt am deutlichsten in den Zellen hungernder Tiere hervor oder in Material, das zur Zeit der Winterruhe, also im Januar, Februar fixiert wurde. Denn da die Zelle kraft der in ihr enthaltenen Energie auch während des Fastens noch weiterarbeitet, staut sich hier das Sekretmaterial an und erfüllt die Zelle in vielen, fast kerngroßen Ballen. Auf dem Schnittbild lassen sich oft 20—30 Kugeln in einer Zelle zählen, die den Kern und die Wickel oft ganz an die Basis drängen (Tafel V, Fig. 32 und 33). Sie färben sich meist im gleichen Ton wie das Zellplasma und sind innen feinwabig strukturiert. Gelegentlich zeigen sie dunkelgefärbte Einschlüsse, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz, mit Kristallviolett blau färben, doch sind diese Farbreaktionen äußerst wechselnd und vielleicht nur durch Koagulation bei der Fixierung hervorgerufen: bei Untersuchung des lebenden Materials erscheinen die Sekretkugeln gleichmäßig lichtbrechend. — Wenn die Drüse wieder in Tätigkeit tritt, verschwinden die Kugeln allmählich und lösen sich in feine Tröpfchen, in das eigentliche Enzym, auf. In normalarbeitenden Zellen kommt es überhaupt nicht zu einer derartigen Anhäufung von unreifen Sekretballen; es liegen nur 2 oder 3 im vorderen Teil der Zelle, die sich bei ständiger Sekretion sehr rasch in reifes Sekret auflösen. Je lebhafter die Sekretion erfolgt, desto

kleiner ist auch die Zahl und das Volumen der das Zwischenstadium darstellenden Ballen. Besonders bei intensiver Tätigkeit nach Überfütterung oder Pilokarpinreizung liegen zwischen den fädigen Strukturen und dem definitiven Sekret nur 1—2 Kugeln, die kaum $^1/_4$ Durchmesser der Ballen der Hungertiere erreichen. Die Sekretion im engsten Sinne, d. h. die Ausstoßung des fertigen Zellprodukts, geschieht in der Weise, daß sich die Zelle am Lumen mit einem schmalen Kanal öffnet, durch die das reife Sekret in feinen Tröpfchen ausfließt. Im Lumen der Drüse fließt diese feinkörnige Masse zu größeren, unregelmäßigen Sekretinseln zusammen.

2. Die Resorptionszellen und ihre Beziehungen zu den Sekretzellen.

Zwischen die eben beschriebenen Sekretzellen schmiegen sich die feinen, schlanken Resorptionszellen. Ihr schmaler Fuß scheint durch den Seitendruck ganz zusammengepreßt und läßt sich oft schwer bis an die membrana propria verfolgen. Erst wenn der schlanke Stiel sich zwischen den Sekretzellen hindurch gewunden hat, dehnt sich die Zelle keulenförmig aus und ragt weit in das Lumen der Drüse vor. Der Kern liegt im schmalen Stiel und ist außerordentlich klein und schmal, länglich, mit punktförmigem Chromatin-Nucleolus (Tafel IV, Fig. 16). Auf Grund der Kerndifferenzen unterscheidet Hirsch bei fleischfressenden Gastropoden Großkern- und Kleinkernzellen, allerdings ohne damit eine differente physiologische Tätigkeit ausdrücken zu wollen. Der dem Lumen zugewandte Saum der Zelle ist stets dicht mit Mitochondrien besetzt (Tafel IV, Fig. 12). Von dem Mitochondriensaum der Drüsenzelle unterscheidet er sich nicht nur durch die entgegengesetzte Lage, sondern vor allem durch die größere Zartheit seiner Körnchen. Die Mannigfaltigkeit der Formen, die wir bei den Mitochondrien der Drüsenzellen beobachten konnten, wird hier vollkommen vermißt: keine Doppelkörner, keine Hantelform, keine Chondriokontenbildung, nur feine, punktartige Körnchen. Durch diesen Körnchensaum diffundiert das Resorptionsmaterial in die Zelle hinein und erfüllt in Gestalt feiner Tröpfchen den vordersten Teil der Zelle. Das Plasma zwischen diesen Tröpfchen ist von feinen Mitochondrien erfüllt. Die morphologisch gesonderten Tröpfchen fließen dann zu einer einheitlichen Masse zusammen, die allerdings noch ein fein granuliertes Aussehen besitzt, aber keine Mitochondrien mehr zeigt. Sie ist von der Tröpfchenregion durch eine halbkreisförmige Vakuole getrennt und verliert sich nach unten im Plasma der Zelle. Basophile Fäden und Wickel fehlen vollkommen. —

Da bei der Verdauung der höheren Tiere die sezernierende Tätigkeit den Anhangsdrüsen des Darms und die resorbierende dem Darm selbst zukommt, so üben hier die Zellen zeitlebens nur eine Funktion aus. Die Vorstellung der Konstanz der Zelltätigkeit wird von den meisten Autoren auch für die Mitteldarmdrüse der Mollusken beibehalten, wo sezernierende und resorbierende Elemente sich in einer Oberfläche und in einem Organ vereint finden. Bei den zur Ermittelung der Bedeutung der Strukturen vorgenommenen Hungerfütterungsversuchen ließ sich in der Gesamtdrüse ein deutlicher Funktionswechsel der einzelnen Zellen beobachten. Rein zahlenmäßig überwiegen während der Hungerperiode bei weitem die Drüsenzellen. Sie sind reich mit Sekret angefüllt und prall ausgedehnt. Zwischen diese mächtigen Zellen schmiegen sich die schlanken Resorptionszellen, deren vorderer Teil nur schwach in das Lumen vorspringt. Bei darauffolgender längerer Fütterung vermehrt sich die Zahl der Resorptionszellen zusehends auf Kosten der Drüsenzellen, die sich schließlich in bedeutender Minderheit befinden. Erstere sind dann auch bedeutend in die Länge gestreckt, ihr Kolben ragt prall ausgefüllt weit in das Lumen vor. Bei längerer normaler Fütterung läßt sich wieder eine Vermehrung der Sekretzellen beobachten. Es bildet sich anscheinend ein Gleichgewichtszustand aus, indem ein Teil der Resorptionszellen wieder zur sezernierenden Funktion übergeht. Das Verhältnis der Sekret- zu den Resorptionszellen in den verschiedenen Ernährungsstadien läßt sich am einfachsten durch Zählung der Groß- und Kleinkerne in einem bestimmten Drüsenabschnitt feststellen und auf diese Weise wurde folgende Übersicht gewonnen:

Ernährungszustand der Drüse:	Zahl der Großkerne:	Zahl der Kleinkerne:
Hungertier	19	6
24 Stunden nach Hungerfütterung	9	13
48 „ „ „	5	22
3 Tage „ „	3	28
4 „ „ „	7	17
5 „ „ „	13	11
8 „ „ „	18	5

Neben dieser statistischen Feststellung, die sich auf Übersichtsbildern klar ergibt, können wir aber auch in der Zelle selbst Strukturveränderungen wahrnehmen, die auf einen Funktionswechsel der Zelle schließen lassen. Am 2. und 3. Tage finden wir in der Drüse Zellen, in denen zwar sowohl der große, rundliche Kern mit dem großen Nukleolus wie auch die Wickel und das noch im vorderen Teil vorhandene Drüsenprodukt auf die sezer-

nierende Tätigkeit hinweisen, die jedoch durch ihre schmale Gestalt vom normalen Typ der Sekretzellen abweichen. Es läßt sich aus den Präparaten eine Serie von Bildern zusammenstellen, die alle Übergänge von einer bauchigen, gedrungenen Sekretzelle zur schlanken Resorptionszelle aufweist (Textfig. 2). Es unterbleibt anscheinend bei der Hungerfütterung in den Sekretzellen häufig die Neubildung der Strukturen, die wir normalerweise in ihnen finden, der Mitochondrien und der basophilen Fäden; die



Fig. 2.
Übergangsstadien von Sekret- in Resorptionszellen.
Okular 8 Immersion ZEISS Apochromat 2 mm. Zeichentisch in Objekttischhöhe.

Gestalt der Zelle wird dann nach Austritt des Sekrets immer mehr verschmälert, besonders der Fuß wird stark zusammengepreßt; die noch vorhandenen Wickel werden weit nach vorn geschoben und aufgelöst; der Kern wird schmächtig, klein und länglich, und der Nukleolus schwindet bis auf ein kleines Körnchen, so daß die Zelle vollkommen das Aussehen der Resorptionszellen erreicht hat. Wenn wir dann am distalen Ende das Auftreten feiner Mitochondrienkörnchen beobachten, die sich zu dem für die resorbierenden Elemente charakteristischen zarten Saum am Drüsenlumen vereinen, dürfen wir annehmen, daß die Zelle in die neue

Funktion eintritt. Umgekehrt finden wir aber vom 3. und 4. Fütterungstage ab Resorptionszellen, deren Fuß verbreitert und mit Mitochondrien mehr oder weniger erfüllt und deren Kern rundlicher und größer als in normalen Resorptionszellen erscheint. Gleichzeitig können wir konstatieren, daß der distale Mitochondriensaum umso schwächer entwickelt ist, je breiter und körnerreicher die Zellbasis ausgebildet wird. Dieses wechselnde Aussehen der Zellen und die damit verbundenen Veränderungen des Kerns und der extranukleären Strukturen lassen sich durch die Umwandlung der Resorptions- zu Sekretzellen erklären. Dieser dem weiter oben geschilderten entgegengesetzte Vorgang wird offenbar durch das Auftreten der Mitochondrien im Stiel eingeleitet. Die neu entstehenden Körnchen sind zunächst äußerst zart und fein, bald lassen sich jedoch größere Gebilde erkennen; die Zelle selbst dehnt sich an der Basis mehr aus und verkürzt ihre Längsachse; gleichzeitig vergrößert sich das Volumen des Kerns; er wird groß und rundlich mit großem Chromatinnukleolus, und das Auftreten der basophilen Fäden oberhalb des Mitochondriensaums vervollständigt das Bild der Sekretzelle. Auf diese Weise lassen sich die Zellverwandlungen in einem geschlossenen Kreis anordnen und bestätigen unsere Ansicht, daß die gleiche Zelle je nach Lebensbedingungen sezernieren oder resorbieren kann.

3. Das Glykogen.

Veranlassung zur Glykogenfärbung boten hauptsächlich die Kemnitzschen Untersuchungen an Nematoden, in denen der Autor zum Resultat kam, daß die früher als Chromidien gedeuteten metachromatischen Stränge der Askariszellen, die in ihrer Gestalt den basophilen Strukturen der Planorbisleber ähneln, als Stoffwechselprodukte des Glykogens aufzufassen seien. Es zeigt sich aber, daß unseren geschilderten Strukturen keine derartige Bedeutung zukommt und daß das Glykogen hauptsächlich in den bindegewebigen Elementen auftritt. In den Zellen der die Leber umhüllenden Membran (Textfig. 3 *A*) ist es so reichlich in Form feiner Tröpfchen aufgespeichert, daß man den kleinen Kern nur noch schwer zwischen den Glykogenmassen erkennen kann. Zwischen den einzelnen Follikeln sind ferner die Leydigschen Bindesubstanzzellen und Spalträume in diesem Gewebe (Textfig. 3 *C*) bedeutende Glykogenspeicher; die Glykogentröpfchen liegen hier in dichten Haufen und heben sich bei Anwendung der Bestschen Karminfärbung leuchtend rot vom blauen Ton der Umgebung ab. Auch in den bewimperten Zellen der Ausführungsgänge der Leber finden sich normalerweise feine Glykogenkörnchen



Fig. 3.

Glykogenspeicherung. *A* Drüsendeckmembran; *B* Epithel des Ausführungskanals; *C* Bindegewebe zwischen den Follikeln; *D* Resorptionszelle; *E* Sekretzelle.
Immersion Zeiss Apochromat 2 mm. Okular 8 Zeichentisch in Objekttischhöhe.

(Textfig. 3*B*). Im eigentlichen Drüsenepithel läßt sich aber erst bei längerer Fütterung mit Brot und gekochten Kartoffeln Glykogen nachweisen. Zunächst treten in den Resorptionszellen vereinzelte Tröpfchen auf, und bei andauernder Zuführung von Kohlehydraten finden sich sogar in den Sekretzellen Spuren von Glykogen (Textfig. 3 *D* und *E*). Das Glykogen wird, wie aus den Bildern hervorgeht, hier nur in Form von Tröpfchen abgelagert und ist weder nach Lage noch nach Gestalt mit den extranukleären Strukturen der Drüsenzelle zu identifizieren.

4. Zellparasiten.

Schließlich ist noch eine Erscheinung zu erwähnen, die sich vermutlich auf das Auftreten von Bakterien in der Mitteldarmdrüse zurückführen läßt. Häufig sind die Zellen von kleinen, stäbchenförmigen Gebilden erfüllt, die sich lebhaft mit Safranin-Heidenhain und Kristallviolett färben. Sie liegen zunächst innerhalb einer kleinen Kugel, von einer



Fig. 4.
Bakterienzellen. *A* und *B* fixiert und gefärbt nach Benda. *C* fixiert Sublimat, gefärbt Eisenhämatoxylin-Heidenhain.
Okular 8 Zeiss Apochromat 2 mm. Zeichentisch in Objekttischhöhe.

zarten Membran umgeben, oberhalb oder unterhalb des Kerns. Im weiteren Wachstum verliert sich die Kugelgestalt, indem sich das ganze Gebilde der Innenform der Zelle anschmiegt; dabei wird der Kern zunächst an die Wand gepreßt, glattgedrückt und schließlich vollkommen verdrängt (Textfig. 4). Die Tatsache, daß diese Stäbchen nie in jungen, lebensfrischen Tieren, sondern überhaupt nur in einer sehr alten Zucht auftreten, deren Angehörige in großer Zahl zugrunde gingen, legt den Gedanken nahe, diese Bilder als pathologische Erscheinung, die Stäbchen als Bakterien zu deuten.

II. Vergleichender Teil.

1. Gesamtüberblick über die Periodizität der Sekretion und der Strukturen.

Nachdem wir im ersten Teil das Auftreten der einzelnen Strukturen gesondert verfolgt haben, müssen wir sie jetzt in ihrem natürlichen Zusammenhang nebeneinander in den verschiedenen Funktionszuständen der Zelle kurz betrachten, um einen Einblick in ihre physiologische Bedeutung und in ihre wechselseitigen Beziehungen gewinnen zu können.

In der normalen Zelle finden wir eine reiche Entwicklung der Mitochondrien und der basophilen Fäden, während im vorderen Teil der Zelle das Sekret nur schwach entwickelt ist. Der Kern ist groß und stark chromatisch. Wenn nun die Funktion der Drüse gestört wird, staut sich das Sekret in der Zelle an, und gleichzeitig vermindert sich die Masse der Strukturen. Die Mitochondriensubstanz läßt sich hauptsächlich in den gewundenen Chondriokonten nachweisen; die basichromatischen Fäden knäueln sich in Wickel zusammen; Größe und Chromatizität des Kerns nehmen ab. Bei Erneuerung der Zelltätigkeit entstehen zuerst die Mitochondrien an dem der Sekretentleerung entgegengesetzten Pol, dann ebenda die neuen basophilen Strukturen, und spät erst läßt sich das Sekret beobachten. Im gleichen Rhythmus arbeitet die junge, zum erstenmal sezernierende Zelle. Dem sekretfreien Zustand entspricht also stets die Höchstausbildung der Strukturen, während die reichste Anhäufung an Sekret von einer Verminderung der Mitochondrien und der basichromatischen Fäden begleitet ist, oder: die Menge beider Drüsenstrukturen ist der des Sekrets stets umgekehrt proportional. Aus dieser Reziprozität geht deutlich hervor, daß diese beiden Strukturen am Aufbau des Sekrets beteiligt sind. Ein weiterer bedeutender Faktor in der Sekretbereitung ist der Kern.

Die Bedeutung des Zellkerns für die Drüsentätigkeit wurde zuerst von R. Heidenhain (1868) und Kuehne und Lea (1876) erkannt. Sie beobachteten ein Anschwellen des Kerns während der Funktion der Zelle und eine Wanderung nach der Zellmitte.

Auch in unserem Objekt steht der Kern unzweifelhaft in enger Beziehung zur Sekretion. Darauf weist vor allem die rhythmische Veränderung seiner Größe und seiner Chromatizität hin. In lebhaft funktionierenden Zellen bietet er stets das Bild eines lebhaft tätigen Kerns. Die Kernmembran ist straff gespannt, der ganze Körper groß angeschwollen und stark chromatisch; während der Zellruhe dagegen verliert er an Volumen, wird gelegentlich eingebuchtet und chromatinarm. Es lassen sich

jedoch an unserem Objekt keine direkten Beziehungen zum Produkt der Drüsenzelle nachweisen, wie es z. B. in den Spinndrüsen der Schmetterlingslarven von Maziarsky beschrieben wurde. Dort ist der Zellkern reich verzweigt und besitzt eine große Anzahl kleiner, echter Nukleolen. Diese Nukleolarsubstanz ist die Matrix des Sekrets. Sie bildet lange, fadenförmige Fortsätze des Kerns und gelangt durch Abschnürung ins Plasma. Bei gesteigerter Sekretion verflüssigen sich die Nukleolen im Innern des Kerns und bilden schon hier eine Art Prosekret; dieses tritt in große Sekretvakuolen über, die in innigem Zusammenhang mit dem Kern bleiben.

In den Zellen der Mitteldarmdrüse von *Planorbis* besteht jedoch keine Kontinuität zwischen Kernsubstanz und Sekret; die Kernmembran ist stets intakt, und es läßt sich kein Substanzaustritt konstatieren; daher sind die Beziehungen zwischen Kern und Sekretion morphologisch nicht zu fassen.

Wenn wir uns der Würdigung der beiden anderen Komponenten zuwenden, so müssen wir die zuerst betrachten, die sowohl entwicklungsgeschichtlich, wie auch im Rhythmus der Drüsentätigkeit als erste auftritt: die Mitochondrien.

2. Die Mitochondrien.

a. Die Entstehung.

Kern und Mitochondrien stehen sich als zwei vollkommen verschiedene Komponenten gegenüber. Der Versuch, die Mitochondrien vom Kern abzuleiten, wie es Goldschmidts verallgemeinerte Chromidialapparathypothese, die über die tatsächliche Grundlage der eigentlichen Chromidienlehre weit hinausgeht, erfordert, läßt sich bei eingehender Beschäftigung mit dieser rein plasmatischen Struktur unmöglich durchführen. Sie entstehen räumlich beliebig weit vom Kern entfernt und weisen auch in ihrem chemischen Bau keine verwandtschaftlichen Beziehungen mit ihm auf.

Die Entdecker der Mitochondrien glaubten in ihnen ein permanentes Zellorgan gefunden zu haben, dessen Elemente sich selbständig durch Teilung vermehren, bei Zellteilung auf beide Tochterzellen übergehen und bei der Fortpflanzung von Eltern auf die Kinder vererbt werden. Diese Kontinuität veranlaßte Benda die Gebilde als »Vererbungsträger« anzusprechen. Diese Hypothese wurde weiterhin hauptsächlich von Meves ausgebaut; seine Untersuchungen der Befruchtungsvorgänge bei *Askaris*, *Mytilus* und *Filaria* ergaben, daß sich die väterliche Mitochondrienmasse im Eiplasma zerstreut. Wir müssen doch die Frage aufwerfen,

ob die Beobachtung einer »Aussaat« der Mitochondrien genügt, ihnen eine Bedeutung als Vererbungsträger zuzusprechen. Zunächst dürfen wir von einer Vererbungsmasse erwarten, daß väterliche und mütterliche Qualitäten sich zu gleichen Teilen bei der Befruchtung vereinen. Tatsächlich sind aber Größe und Zahl der männlichen und der weiblichen Mitochondrien weitgehend verschieden; eine Verschmelzung dieser ungleichen Körner »muß aus theoretischen Gründen angenommen werden«, läßt sich aber tatsächlich nicht beobachten. Ferner zwingt diese Hypothese zur Annahme einer Mitochondrienreduktion zur Verhütung einer Summierung der Erbmassen. Im Hoden führen die Reifeteilungen allerdings zu einer Massenreduktion der Körner, die aber keineswegs der exakten Halbierung der Chromosomenzahl gleichgesetzt werden kann; in den Eizellen aber läßt sich kein analoger Vorgang nachweisen: bei der Abschnürung der Richtungskörper bleiben die Mitochondrien im Eiplasma in regelloser Verteilung liegen.

In diesen wichtigen Punkten genügen die Mitochondrien nicht den Anforderungen, die wir an eine Vererbungsmasse zu stellen berechtigt sind, daher dürfen wir es wohl ablehnen, ihnen eine Bedeutung als Vererbungsträger zuzusprechen. Beim Abbau dieser Hypothese kommen wir auf die Kontinuitätslehre der Mitochondrien im allgemeinen. Wenn wir an den Erscheinungen der Drüsenzelle den Satz: »omne granulum e granulo« prüfen wollen, so haben wir die Vermehrungsperioden der Mitochondrien ins Auge zu fassen. Wir hatten wiederholt Gelegenheit sie zu beobachten:

1. in den embryonalen Zellen.
2. bei dem Wiederauftreten der fast verschwundenen Mitochondriensubstanz bei Hungerfütterung,
3. bei dem Wechsel des Mitochondriensaums bei der Umwandlung von Resorptions- zur Sekretzelle.

In keinem der drei Fälle fanden sich jedoch Bilder, die auf eine selbständige Vermehrungsteilung der Mitochondrien hinweisen und eine Ableitung der massenhaft auftretenden neuen Körnchen von den wenigen zuerst vorhandenen rechtfertigten. Allerdings haben wir in lebhaft funktionierenden Zellen mit reicher Mitochondrienmasse Doppelkörner gesehen, die biskuitartig aneinander liegen, so daß eine Zerschnürung möglich erscheint. Diese Mitochondrien und ihre etwaigen Tochterprodukte sind jedoch stets viel größer und plumper als die neu auftretenden, so daß es sich hier wohl eher um eine sekundäre Erscheinung, vielleicht Oberflächenvergrößerung, vielleicht sogar um eine Verschmelzung, als um eine typische Vermehrungsteilung handelt. Die jüngsten Mitochondrien treten als

einzelne, äußerst zarte, feine Körnchen an der Grenze des eben Sichtbaren im Plasma auf. Wir möchten sie daher eher für eine Differenzierung des Protoplasmas halten, die vielleicht metamikroskopisch noch viel feiner im Plasma verteilt ist und auf diesem Stadium eben für unsere Technik greifbar wird. Sie scheinen also kein permanentes Zellorgan zu sein, sondern eine Protoplasmastruktur, die jederzeit von ihrer Matrix neu erzeugt werden kann. Die Ubiquität der Mitochondrien spricht dafür, daß es sich hier um eine außerordentlich frühauftretende, allgemeine, vielleicht die erste und allgemeine Struktur des aktiven Protoplasmas handelt, die der Entwicklung der verschiedensten Dinge: Nerven- und Muskelfasern, Drüsenprodukte, Pigmente, überhaupt vielleicht aller Zellprodukte zugrunde liegt.

b. Die physiologische Bedeutung der Mitochondrien.

Da die Mitochondrien als erste erkennbare Struktur im Protoplasma auftreten, sehen wir in ihnen die Faktoren, die die allgemeine Tätigkeit der Zelle einleiten und dürfen auch die ersten Anfänge der Sekretion auf sie zurückführen. Dafür spricht ihre Hauptverbreitung an dem Pol der Zelle, wo die Tätigkeit beginnt, also bei der Drüsenzelle an der Basis. Die Bildung eines Körnchensaums am distalen Ende der Resorptionszelle, dem Ausgangspunkt der resorbierenden Tätigkeit, steht ebenfalls mit der Ansicht, daß die Zellfunktion durch Mitochondrien eingeleitet wird, in schöner Übereinstimmung. Über die weitere Rolle dieser Struktur läßt sich jedoch wenig sagen. Wir haben gesehen, daß die Chondriokonten sich in Ballen von Körnchen auflösen und daß ein Teil der Mitochondriensubstanz bei der Sekretbildung aufgebraucht wird, während andere noch zwischen dem reifen Sekret frei im vordersten Teil der Zelle liegen. Ein direkter Übergang von Mitochondrien in Sekret läßt sich jedoch nie beobachten und scheint ausgeschlossen, da, abgesehen von der färberischen Reaktion, die Sekrettropfen stets viel größer sind als das plumpste Mitochondrienkorn. Die Auflösung der Mitochondriensubstanz im Sekret ist ein komplizierter chemischer Vorgang, verbunden mit den übrigen Strukturveränderungen der Zelle.

In dieser Hinsicht stimmen unsere Resultate mit Champy wohl überein, der in »Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et dans la sécrétion« eingehende Studien über Darm- und Drüsenzellen der Wirbeltiere veröffentlicht. Die Bilder der verschiedenen Zellen aus Pankreas, Leber, Milchdrüse und Speicheldrüse decken sich vollkommen mit denen der Planorbisleber; die bipolare Darmzelle, die infolge ihrer doppelten resorbierenden und sezernierenden Funk-

tion zwei Mitochondrienzentren aufweist, steht in Parallele zu dem Wechsel der Mitochondrienstruktur beim Übergang von Resorptions- in Sekretzelle. Champy verneint einen direkten Übergang von Mitochondrien in Sekret und faßt die Bedeutung der Mitochondrien dahin zusammen: »les substance sélaborées se forment au contact de la mitochondrie et de l'hyaloplasma avec participation de la substance de l'un et de l'autre.« Hoven dagegen kann in den Pankreaszellen des Kaninchens eine direkte Umwandlung der Mitochondrien im Sekret beobachten, »au cours de la sécrétion les chondriocontes se fragmentent en granulations, qui représentent la première ébauche des grains de sécrétion; on peut leur donner le nom de plastes. Ces plastes augmentent progressivement de volume et se transforment en grains de zymogène.« Auch in der gleichen Drüse des Salamanders findet Hoven in einer Zelle alle Übergänge zwischen Mitochondrien und reifem Sekret. In diesen beiden Fällen färbt sich letzteres wie Mitochondriensubstanz, so daß eine Veränderung sich der Beobachtung entzieht. In der Speicheldrüse und in der Milchdrüse, wo die Substanz eine sichtbare histochemische Veränderung erleidet, läßt sich kein direkter Übergang studieren. Ob bei dieser Veränderung und bei dem Aufbau des Sekrets noch andere Komponenten beteiligt sein können, wird von Hoven nicht erwogen: »les chondriosomes représentent dans la cellule sécrétante des organules qui fixent les matériaux nécessaires à l'élaboration des produits de sécrétion. Ils jouent par conséquent un rôle extrêmement actif dans ces phénomènes.«

Auch bei der Dotterbildung, die in der arbeitenden Zelle eine der Drüsensekretion parallele Erscheinung darstellt, wurde in letzter Zeit eine direkte Umwandlung der Mitochondrien in Dotterkugeln beschrieben. Russo (1910) beobachtet im Plasma des Kanincheneis ein Heranwachsen der Mitochondrien. Im gleichen Maße wie sie an Größe zunehmen, verlieren die Körnchen die Fähigkeit sich mit Kristallviolett zu färben, sie werden immer größer und blasser, bis sie schließlich zu großen, rein alizarinfarbigen Dotterkugeln herangewachsen sind. Ähnliches schildert Loyez (1909) in den Eiern der *Tunikaten:* Die fadenförmigen Mitochondrien lösen sich in Körnchen auf, diese wachsen heran und spalten sich dabei in eine kristallviolette Rindenschicht und ein Zentrum, das sich allmählich mit Alizarin färbt; bei zunehmendem Wachstum des Kerns vergrößert sich hauptsächlich die Zentralpartie auf Kosten des Rings aus Mitochondriensubstanz, bis diese vollkommen schwindet.

Der Hauptunterschied zwischen unserer Auffassung und der obiger Autoren liegt darin, daß diese die Substanzvermehrung und Umwandlung ausschließlich der individuellen Wachstumsfähigkeit der Mitochondrien-

körner zuschreiben, während wir die Mitochondrien als allgemeinste funktionelle Struktur jeder tätigen Zelle auffassen möchten, deren Beteiligung an der Sekretion indirekt, erst in Verbindung mit den andern Komponenten sich äußert.

3. Die basophilen Strukturen.

a. Die Entstehung der Wickel und der basophilen Fäden.

Unter den basophilen Elementen ist die Wickelform das bekannteste Gebilde. Es wurde schon 1881 von NUSSBAUM in der Salamanderpankreas gesehen und »Nebenkern« getauft. Dieser Name ist ziemlich unglücklich gewählt, weil er eigentlich ein ganz bestimmtes Gebilde in den männlichen Geschlechtszellen bezeichnet. Drüsennebenkerne werden hauptsächlich auch von OGATA (1883), PLATNER (1889), LAGUESSE geschildert; die Autoren vermuteten, daß diese Strukturen dem Kern entstammen, deshalb wurden sie lange Zeit dem echten Chromidialapparat zugezählt. Dagegen beobachten EBERTH und MÜLLER (1892) den zytoplasmatischen Ursprung des »Nebenkerns«.

Bei oberflächlicher Betrachtung erinnern die Fadenknäuel an ein Gebilde, das sich hauptsächlich in den Geschlechtszellen der Arthropoden findet, an den Dotterkern der Eizellen. In den Eiern von *Tegenaria* bildet sich in einer granulierten Plasmazone ein Bläschen, das sich durch Ausbildung konzentrischer Figuren rasch vergrößert und sogar die Größe des Kerns erreicht. Es bleibt während der Eireifung und Embryonalentwicklung im Dotter liegen und findet sich sogar noch im Abdomen der jungen Spinne. Diese Persistenz des Dotterkerns ist keineswegs allgemein. Bei *Pholkus*, wo er schalenförmig den Kern umschließt, zerfällt er in feine Tröpfchen, die in das Deutoplasma des Eis eingehen. Bei *Limulus* scheint die Sphäre Veranlassung der Struktur zu sein. Ähnliche Gebilde werden von BALBIANI (1892) bei Säugetieren, M. und P. BOUIN (1898) bei *Asterina gibbosa*, ANCEL (1902) bei Pulmonaten, VAN DER STRICHT (1902), D'HOLLANDER (1904), LOYEZ (1903, 1904) bei Wirbeltieren und Cephalopoden beschrieben. Sie scheinen ein spezifisches Funktionszentrum im wachsenden Ei darzustellen.

Von diesen Dotterkernen unterscheiden sich die Strukturen der Drüsenzelle erstens durch ihren Bau: sie entstehen durch Aufknäueln einzelner Fäden, wie im beschreibenden Teil eingehend geschildert wurde, während sich die Gebilde der Eizellen durch konzentrische, schalenförmige Differenzierung entwickeln; und zweitens dadurch, daß sie im Gegensatz zu den Dotterkernen keine Dauerstruktur, sondern nur eine vorübergehende Hungerform der basophilen Fäden darstellen.

Diese beiden Momente zeigen auch deutlich, daß wir den bedeutungsvollen Namen »Nebenkern« nicht auf diese Gebilde anwenden dürfen, da wir sie ja nicht als selbständige Struktur, sondern nur als Übergangserscheinung der Fäden auffassen können.

Wenn wir uns nun mit der Frage nach der Natur der basophilen Fäden, dem Bildungsmaterial der Wickel, beschäftigen, muß zunächst festgestellt werden, ob die Strukturen dem Kern oder dem Protoplasma entstammen. Die Tatsache, daß sie sich bei Verdauungsversuchen und in ihrem färberischen Verhalten dem Chromatin äußerst ähnlich verhalten, legt die Vermutung ihrer Zugehörigkeit zum »Chromidialapparat« nahe. Trotz eingehendster Prüfung ließ sich aber nie ein genetischer Zusammenhang zwischen Kern und basophilen Fäden nachweisen, so daß wir sie nicht als Chromidien ansprechen können.

Die an unserem Objekt beobachteten basophilen Strukturen scheinen vielmehr eine Differenzierung des Protoplasmas zu sein, deren feine Ausläufer im Gerüstwerk des Plasmas untergehen. Sie entstehen durch physikalische Verdichtung und durch chemische Umwandlung der Matrix in eine Substanz, die der Nukleinsäure äußerst nahe steht, wie Lösungs- und Verdauungsversuche zeigten, und wir dürfen mit Warburg annehmen, daß das Plasma selbst befähigt ist, Nukleinsäure abzuspalten. Die basophilen Fadenstrukturen sind eine spezifische Erscheinung der sezernierenden oder ähnlich funktionierenden Zellen. In den übrigen Zellen jedoch wurden sie selten mit Sicherheit beobachtet und besitzen also keine so allgemeine Verbreitung wie die Mitochondrien. Sie wurden schon von Garnier (1897—99) in Speicheldrüsen als Basalfilamente beschrieben und hier zuerst »Ergastoplasma« getauft. Zahlreiche Autoren bestätigen das Auftreten dieser Strukturen in Drüsenzellen: Prenant (1904) im Darmepithel von *Distomum hepaticum;* Regaud (1908) und Regaud et Mawas (1909) in der Submaxillaris des Menschen; Guieyesse (1901) in der Hepatopankreas der Crustaceen, Koiransky in den Leberzellen der Amphibien.

b. Die Beziehungen zwischen Mitochondrien und basophilen Strukturen.

Wenn wir die Beziehungen zwischen Mitochondrien und basophilen Strukturen betrachten, so müssen wir zuerst jenen Autoren begegnen, die die Ansicht aussprechen, daß diese Gebilde identisch und nur verschiedene Fixierungsprodukte der gleichen Struktur seien.

Diese Anschauung ist hauptsächlich auf eine einseitige Anwendung der einen oder anderen Technik zurückzuführen, durch die entweder nur die Mitochondrien oder nur die basophilen Elemente als einzige Plasma-

struktur der funktionierenden Zellen hervortreten. In seinen für die Mitochondrienbeobachtung sehr wertvollen »contributions à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires« beschreibt Hoven (1912) an der Basis der Zelle eine feine fibrilläre Struktur. Sie zeigt sich deutlich bei Fixierung mit dem Bouinschen Gemisch als feine, parallele Fädchen, deren Enden sich im übrigen Plasma verlieren und deren Entwicklung mit der Funktion der Drüse in Beziehung steht. Doch ist es ihm nicht möglich sie durch Flemming-Fixierung in guten Präparaten darzustellen; deshalb kommt er zu dem Schluß: que dans les pancréas les filaments ergastoplasmiques ne constituent pas des éléments distincts, mais correspondent tout simplement au chondriome mal fixé. Die gleiche Ansicht vertritt Champy (1911), gestützt auf den negativen Befund: qu'on ne voit jamais l'ergastoplasma à côté du chondriome. George Arnold (1912) geht in seinen Mitochondrienstudien an der Pankreas des Meerschweinchens so weit, den Nebenkern (Wickel) für einen Mitochondrienkörper zu erklären, ohne jedoch einen Beweis für die Entstehung dieses Wickels aus Mitochondrien zu liefern. Dagegen möchten wir doch, wie Benda selbst einmal gegen Meves ausspricht, einwenden, daß es nicht angeht, derartige Strukturen »auf das Prokrustesbett zu legen und dasjenige abzuschneiden, was für die Deutung als Mitochondrienkörper unbequem ist«. Aber selbst der Begründer der Ergastoplasmalehre, Prenant, kommt in neuester Zeit der Ansicht der Identität beider Strukturen entgegen. Er hält zwar die Trennung beider Begriffe noch aufrecht, doch macht er weitgehende Konzessionen: l'ergastoplasma, en effet, coincidera de plus en plus avec la mitochondrie; tous deux ne sont sans doute que deux aspects différents, que prend une même formation soumise à des techniques differentes. Lequel de ces aspects est le plus fidèle, le plus voisin de la réalité?

Si l'ergastoplasme est pour moi »amicus« et même »filius adoptivus«, la vérité m'est encore plus chère et je dois reconnaître, que l'image mitochondriale semble plus vraie, que l'image ergastoplasmique.

Dagegen sprechen sich P. Bouin, Guieyesse-Pellissier, Regaut et Mawas, Maziansky, Benda, Meves und Duesberg entschieden gegen eine Vereinigung von Mitochondrien und Ergastoplasma aus, und unsere Untersuchungen können die Ansicht dieser Autoren bestätigen.

Mitochondrien und Ergastoplasma kommen gleichzeitig nebeneinander in der Zelle vor und sind durchaus verschiedene Gebilde. Die ersteren liegen durchaus frei und selbständig im Protoplasma, letztere sind eine strangförmige Erscheinungsform des Protoplasmas selbst. Bei Anwendung der Benda-Mitochondrientechnik sind die basophilen Fäden und ihre Begleit-

erscheinung, die Wickel, allerdings nur auf 2 μ dünnen Schnitten als Plasmastreifen gut zu erkennen, da auf dickeren Schnitten das Plasma sich zu dunkel färbt und keine Struktur mehr erkennen läßt. Fig. 1 und 2 zeigt über dem tiefblauen Mitochondriensaum die Ergastoplasmastruktur. Bei Fig. 26 und 27 ist neben den zahlreichen Fädchen auch der Mitochondriensaum sichtbar, obwohl Sublimat an und für sich keine zuverlässige Mitochondrienfixierung liefert. Die räumliche Ausdehnung beider Strukturen ist zudem so verschieden, daß der Unterschied zwischen Ergastoplasma- und Mitochondrienbildern nicht auf Fixierung zurückgeführt werden kann, denn es ist doch undenkbar, daß ein schlechtfixierter Körnersaum einen fädigen Niederschlag in der ganzen Zelle von Basis zur Spitze erzeugen kann oder umgekehrt. Gegen die Deutung des Ergastoplasmas als Fixierungsniederschlag durch Hoven und Champy spricht die Tatsache, daß diese Struktur auch an der lebenden Zelle deutlich beobachtet wird. Wir müssen also die Ansicht aufrecht erhalten, daß es sich hier um zwei morphologisch wohlgesonderte Strukturen handelt, die auch in ihrem färberischen Verhalten und in ihrem chemischen Aufbau weitgehende Differenzen zeigen: Der Mitrochondrialapparat wird in Alkohol gelöst, Ergastoplasma ist unlöslich, ferner wird ersterer durch Essigsäure zerstört, letzterer fixiert.

Diese Unterschiede schließen jedoch keineswegs engere Beziehungen zwischen beiden Strukturen aus. Unter den Tatsachen, die auf einen, wenn nicht genetischen, so doch kausalen Zusammenhang hinweisen, finden wir zunächst den Umstand, daß die Basalfilamente in unmittelbarer Nähe der Mitochondrien, innerhalb oder oberhalb des Saums, sich entwickeln. Wir haben weiterhin beobachtet, daß bei Hungerfütterung nach dem Auflösen jeglicher Plasmastruktur — der in der vorhergehenden Arbeitsperiode der Zelle gebildeten Wickel — zuerst die Mitochondrien auftreten und sich in der ganzen Zelle verstreuen, ehe es zur Bildung basichromatischer Fäden kommt. Auch in der embryonalen Zelle sind die Mitochondrien von Anfang an vorhanden, während die Fadenstrukturen erst in der funktionierenden Drüsenzelle oberhalb des Mitochondriensaums auftreten.

Daran dürfen wir die Vermutung knüpfen, daß sich die basophilen Strukturen im Zusammenhang mit der Tätigkeit der Mitochondrien als eine besondere Umwandlung des Protoplasmas entwickeln. Die Mitochondrien, als allgemeine in tätigen Zellen vorkommende Struktur, sind durchaus nicht an die basophilen Elemente gebunden; die zeitliche und topographische Entstehung der basophilen Fäden jedoch unseres Objekts läßt ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis dieser Strukturen von der Mitochondrientätigkeit immerhin möglich erscheinen.

c. Die physiologische Bedeutung.

Die basophilen Strukturen sind das wichtige Zwischenglied zwischen Mitochondrien und Endprodukt der Zellentätigkeit. Sie sind die spezifische Differenzierung des sezernierenden Protoplasmas und verkörpern den Hauptbestandteil derjenigen Substanzen, die die Sekretkugeln formen. Die Fäden sind die Form der tätigen Struktur, die Fadenknäuel sind der Ausdruck der Ruhe. In ihnen wird das Material, das noch nicht reif genug ist um in die Hungersekretballen einzugehen, kondensiert bis zur nächsten Arbeitsperiode der Drüse aufgespeichert.

Einen ähnlichen Zusammenhang zwischen Fadenbildung und Sekretion schildert schon Mathews (1899) in den Leberzellen des Frosches, doch fehlen dieser frühen Untersuchung die Beobachtungen über die Grundstruktur der Zelle, die Mitochondrien.

In ihrer Bedeutung als Sekretbildner können wir die basophilen Strukturen dem von Jörgensen beschriebenen »basophilen Prosekret« der Piscicoladrüse vergleichen. Es scheint sich hier aber um ein morphologisch vollkommen anders geartetes Gebilde zu handeln. Das Plasma der Drüsenzelle ist dort zunächst allgemein basichromatisch, und aus ihm entwickelt sich ein strangförmiges, zackig konturiertes, häufig anastomasierendes »Prosekret«, das — zuerst plump — durch Substanzabbau während der Ausbildung des Sekrets immer reicher verästelte Formen annimmt. Dieses bizarre Gebilde kann natürlich nicht den regelmäßigen, klaren, fädigen Strukturen der Planorbiszellen gleichgesetzt werden. Der einzige Punkt, in dem beide Strukturen übereinstimmen, ist der, daß die Anfänge der Sekretbildung auf eine der Nukleinsäure ähnliche Substanz, die sich auf plasmatischer Grundlage entwickelt, zurückgehen. Die Beteiligung der Mitochondrien wurde von Jörgensen nicht geprüft.

Pagout et Vigier fanden in der Speicheldrüse der Weinbergschnecke Strukturen, die den Fadenknäueln von *Planorbis* äußerst ähnlich sind. Diese »chromatophilen Substanzen« treten in drei verschiedenen Formen auf, als »parasome« oder »corps chromatophile à capsule concentrique«, als »bandelet chromatophile« und als »calotte ou croissant chromatophile« kappenartig dem Kern aufsitzend. Die Bilder des parasomes decken sich vollkommen mit unsern Wickeln, ihre Beschreibung aber bietet manchen Gegensatz: das parasome entsteht stets von innen nach außen, indem sich das Protoplasma um ein zentrales Kügelchen in konzentrischen Schalen differenziert. Es entsteht »un cytoplasma de nouvelle formation, doué de propriétés et d'affinités spéciales, qu'il doit à des substances emanuées du noyau«. Diese Kernsubstanzen liegen »figurées ou non« in dem zentralen Körperchen des parasomes, und im Kontakt mit ihnen bilden sich die

Schichten des neuen Cytoplasmas. Von diesem Gesichtspunkt aus »mérite le corps centrale du parasome le nom de noyau accessoire«. Bei langsamer Sekretion entstehen die parasomes oft in unmittelbarer Nähe des Kerns, bei gesteigerter Tätigkeit rings im Plasma zerstreut durch die Wirkung der vom Kern ausgehenden synthetischen Kraft. Im Verlauf der Zelltätigkeit lösen sich die parasomes in bandelets chromatophiles auf, Strukturen, die vollkommen an die halbgeschlossenen Wickel bei Planorbis erinnern. Nach Schilderung ihrer Entdecker handelt es sich auch hier nicht um eigentliche Fäden, sondern um Lamellen differenzierten Plasmas, die sich allerdings in Fäden zerspalten und schließlich im umgebenden Plasma sich auflösen. Die dritte Form der chromatophilen Struktur bildet sich in unmittelbarem Kontakt mit dem Kern und umschließt dessen Längsseite kappenförmig. Die Innenseite der calotte zeigt die Neigung, mit der Kernmembran zu verschmelzen; auch hier erscheint eine lamellöse Struktur, »comme une sorte d'exfoliation, de décortitation lamellaire de la surface du noyau«. Im mittleren Teil entsteht manchmal nachträglich eine kleine Kugel, vergleichbar dem zentralen Körperchen des parasomes. Wenn die calotte herangewachsen ist, nehmen die Blätter eine mehr oder weniger konzentrische Schichtung an, und die Struktur geht in ein parasome über. Dieses erleidet das gleiche Schicksal wie früher: es verfällt als bandelet chromatophile der allmählichen Auflösung im Plasma. Gelegentlich geht die calotte direkt in bandelet chromatophile über und im Cytoplasma in Lösung. Parasome, bandelet und calotte sind nur drei verschiedene Erscheinungsformen eines höher differenzierten Protoplasmas, des Ergastoplasmas. Es entstammt dem »pouvoir synthetique qui caractérise le noyau lui- même ou les substances nucléaires disséminées dans la cellule« und spielt eine bedeutende Rolle bei der Vermehrung und Erneuerung des Cytoplasmas und in zweiter Linie bei den Anfangsstadien der Sekretion.

Da die Bilder und auch eigene Präparate dieses Objektes eine erstaunliche Ähnlichkeit mit den Strukturen der Mitteldarmdrüse von Planorbis zeigen, so sind wir gezwungen, die Auffassung der Autoren, die von der unseren so vollkommen abweicht, eingehend zu würdigen.

Bei der Betrachtung der chromatophilen Substanzen steht das parasome als Bindeglied zwischen calotte und bandelet chromatophile im Mittelpunkt des Interesses. Wie aus dem kurzen Referat hervorgeht, müssen wir unterscheiden zwischen einem parasome primärer Entstehung, das sich um ein zentrales Kügelchen bildet, und einem parasome sekundärer Entstehung, nämlich der umgebildeten calotte. Die Verfasser selbst sind sich dessen anscheinend nicht bewußt geworden, sie enthalten sich

wenigstens jeder Äußerung. Zunächst beschäftigen sie sich eingehend mit der Entstehung des (primären) parasomes von innen nach außen und geraten dabei in eine Zwangslage, die sie zu willkürlichen Annahmen zwingt, die sich nicht durch Tatsachen belegen lassen: eine Entwicklung von innen nach außen à capsules concentriques muß sich um einen Mittelpunkt orientieren; dieser Mittelpunkt ist das zentrale Körperchen; diesem zentralen Fleck wird ferner eine wichtige Rolle im Zellgeschehen beigelegt, indem in ihm die für die Zellfunktion wichtigen Substanzen, die dem Kern entstammen, lokalisiert werden. Dieser Kombination ist entgegenzuhalten, erstens, daß das »zentrale Körperchen« tatsächlich nur als heller Fleck zu sehen ist im zentralen Raum, der bei der Einrollung der Fäden freibleibt, zweitens daß, wenn auch die Beteiligung des Kerns in Anbetracht der wechselnden Größe, des wechselnden Chromatingehalts außer Frage steht, über diese Art und Weise der Kernbeteiligung völliges Dunkel herrscht, und daß es äußerst kühn ist, plötzlich Kernsubstanzen in einem beliebigen Punkt des Cytoplasmas zu lokalisieren, ohne daß sonst darin Spuren von Chromatin oder wenigstens basophilen Elementen nachgewiesen werden.

Die Quelle all dieser Hypothesen bildet die Annahme einer konzentrischen Differenzierung des Plasmas. Was aber zwingt zu dieser Annahme? Zum mindesten erwarten wir Entwicklungsstadien von parasomes zu sehen, die sich nach dieser Richtung deuten lassen, etwa ein oder zwei Plasmaschichten um einen hellen Fleck. Es sind aber stets nur Abbildungen von fertigen, mehrschichtigen parasomes gegeben. Im übrigen liefern die Autoren selbst den deutlichen Beweis, daß der Körper durch Einrollung entstehen kann, indem sie schildern, daß die calotte sich in ein parasome umwandelt, »les lamelles ont la tendance de s'enrouler concentriquement« und zeigen die helle zentrale Kugel. Diese Schilderung wird durch viele deutliche Bilder belegt und geht auch aus eigenen Präparaten dieses Objektes hervor; sie entspricht den Tatsachen und hätte die Autoren veranlassen können, ihre zuerst mit Feinheit erdachte und äußerster Entschiedenheit verteidigte Anschauung über die Entstehung des (primären) parasoms nochmals zu überprüfen.

Die Verfasser haben sich sichtlich durch die oberflächliche Ähnlichkeit mit den Dotterkernen der Eizellen verleiten lassen, in dem parasome der Drüsenzelle ein Gebilde zu konstruieren, das sich mit der Erscheinung der Geschlechtszellen völlig deckt, und sich dadurch vom sicheren Boden der Tatsachen entfernt. Uns erscheint es jedoch unzweifelhaft, daß hier die gleichen Strukturen vorliegen wie in der Drüsenzelle von *Planorbis;* sie sind etwas massiver gebaut, da das ganze Gerüstwerk des Plasmas

an diesen Zellen viel plumper erscheint, und entstehen durch Aufknäueln der Fäden. Ob hier die Wickel eine tätige Form des Ergastoplasmas vorstellen oder den Ruhezustand, kann erst durch eingehende Experimente entschieden werden.

C. Zusammenfassung.

Es erübrigt sich nun festzustellen, wie weit die tatsächlichen Befunde unserer Untersuchung über die Art, Bedeutung und Entstehung der extranukleären Drüsenstrukturen mit den in der Einleitung dargelegten Theorien sich vereinen lassen. Zu diesem Zweck seien hier die Ergebnisse nochmals kurz zusammengefaßt:

1. Die Sekretion ist eine Folge der vereinten Tätigkeit von Kern und Protoplasma.

2. Die Beteiligung des Kerns an der Sekretion geht aus seiner wechselnden Größe und Chromatizität deutlich hervor, morphologisch sind die Beziehungen nicht zu fassen; Chromidienbildung findet nicht statt.

3. Die Tätigkeit des Plasmas findet ihren Ausdruck in zwei Formen: den Mitochondrien und den basophilen Strukturen.

4. Die Mitochondrien sind kein permanentes Zellorgan, sondern entstehen in jeder Arbeitsperiode de novo aus dem Protoplasma.

5. Sie finden sich an jeder arbeitenden Zelle.

6. In der Drüsenzelle ist der Beginn der Sekretentwicklung auf sie zurückzuführen; im Kontakt mit ihnen entstehen im Plasma die basophilen Strukturen.

7. Die basophilen Strukturen sind eine den Drüsenzellen spezifische Differenzierung des Protoplasmas, sie sind die eigentlichen Sekretbildner und enthalten eine nukleinsäureartige Komponente.

8. Sie sind keine Chromidien.

9. Sie entsprechen dem Ergastoplasma und unterscheiden sich von den Mitochondrien, sowohl durch ihre Lage im Plasma, wie durch chemische Reaktionen.

10. Die basophilen Fäden sind die tätige Form der Struktur; die Ruheform bilden die Fadenknäuel oder Wickel; die Wickel bilden sich normal zur Zeit der Winterruhe und können sonst durch Hunger- und Atropineinwirkung veranlaßt werden.

11. Die Wickel stehen mit der Glykogenspeicherung in keinem Zusammenhang; letzteres wird hauptsächlich im Bindegewebe gelagert.

Wir sehen also, daß den extranukleären Drüsenstrukturen eine hervorragende Beteiligung an der Funktion der Zelle zukommt. Die Theorien, die sich an diese Beobachtung knüpfen, gehen jedoch in dem Bestreben,

die komplizierten, stets veränderlichen Lebensvorgänge in ein allgemeingültiges Schema einzuordnen, über die Tatsachen hinaus. Wir können weder den Mitochondrien die Bedeutung eines allein wirkenden, permanenten Zellorgans zuschreiben, noch im Chromidialapparat den Ursprung jeglicher aktiven Zellstruktur sehen, sondern wir müssen die Funktion der Zelle aus dem Zusammenwirken von Kern und Plasma ableiten. Über den innersten Zusammenhang der Zelltätigkeit können uns die sichtbaren Komponenten bei den heutigen Stand der Technik und Zellchemie keinen Aufschluß geben, da die intimsten Lebensvorgänge auf die mit unseren Mitteln unfaßbaren Veränderungen der Molekularstruktur zurückzuführen sind.

Zum Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Hertwig, für das gütige Interesse und Wohlwollen, das er stets meinem Studium entgegenbrachte, meinen ergebenen Dank auszusprechen und auch Herrn Prof. Dr. Buchner für viele fördernde und anregende Ratschläge herzlich zu danken.

Abgeschlossen: 30. April 1917.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeiss Apochromat 2 mm Okular 8, Zeichentisch in Objekttischhöhe gezeichnet.

Fig. 1—12. Fixierung und Färbung nach Benda-Mitochondrientechnik.
Fig. 1. Normale Drüsenzelle.
Fig. 2. Normale Drüsenzelle.
Fig. 3. Übergangsstadium zwischen Resorptions- und Drüsenzelle.
Fig. 4. Drüsenzelle 5 Tage nach Fütterungsbeginn eines 2 monatigen Hungertiers.
Fig. 5. Hungertier von 7 Wochen.
Fig. 6. Drüsenzelle 48 Stunden nach Fütterungsbeginn eines 2 monatigen Hungertiers.
Fig. 7. Drüsenzelle nach 6stündiger Atropineinwirkung.
Fig. 8. Drüsenzelle nach 8stündiger Atropineinwirkung.
Fig. 9. Drüsenzelle eines 4monatigen Hungertiers.
Fig. 10. Drüsenzelle eines 6monatigen Hungertiers.
Fig. 11. Übergangsstadium von Resorptions- zur Drüsenzelle.
Fig. 12. Resorptionszelle lebhaft tätig.
Fig. 13—23. Gefärbt: Safranin-Lichtgrün.
Fig. 13. Normale Drüsenzelle, fixiert Petrunkewitsch.
Fig. 14. Lebhaft funktionierende Drüsenzelle, fixiert Petrunkewitsch.
Fig. 15. Normale Drüsenzelle, fixiert Sublimat.
Fig. 16. Resorptionszelle, fixiert Petrunkewitsch.
Fig. 17. Drüsenzelle 24 Stunden nach Fütterungsbeginn, fixiert Bouin.
Fig. 18. Drüsenzelle eines 8wöchigen Hungertiers, fixiert Bouin.

Tafel V.

Fig. 19. Drüsenzelle Tag nach Fütterungsbeginn, fixiert BOUIN.
Fig. 20. Hungertier von 10 Wochen, fixiert BOUIN.
Fig. 21. Hungertier von 8 Wochen, fixiert BOUIN.
Fig. 22. Hungertier von 5 Monaten, fixiert PETRUNKEWITSCH.
Fig. 23. Hungertier von 6 Monaten, fixiert PETRUNKEWITSCH.
Fig. 24. Sekretzelle eines 4 Wochen alten Tieres; Fixierung PETRUNKEWITSCH, gefärbt Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
Fig. 25. Erwachsenes Tier nach 10stündiger Atropineinwirkung; fixiert in Sublimat, gefärbt Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
Fig. 26. Embryonale Drüse; fixiert Sublimat; gefärbt Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
Fig. 27. Normaltier, lebhaft sezernierend; fixiert Sublimat; gefärbt Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
Fig. 28. Normaltier; fixiert PETRUNKEWITSCH; gefärbt Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
Fig. 29. Hungertier nach 8wöchigem Fasten; fixiert Osmium-Schultze, gefärbt Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
Fig. 30. Hungertier nach 6wöchigem Fasten; fixiert PETRUNKEWITSCH; gefärbt Eisenhämatoxylin-HEIDENHAIN.
Fig. 31. Mitteldarmzellen am 3. Tage der Hungerfütterung; fixiert BOUIN; gefärbt Safranin-HEIDENHAIN.
Fig. 32. Hungertier nach 10wöchigem Fasten; fixiert PETRUNKEWITSCH; gefärbt DELAFIELD.
Fig. 33. Hungertier nach 11wöchigem Fasten; fixiert PETRUNKEWITSCH; gefärbt DELAFIELD.

Literaturverzeichnis:

ALTMANN. 1886. Studien über die Organisation der Zelle. Leipzig.
—— 1890 und 1894. Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.
ANCEL. 1902. Les corps intracytoplasmiques dans l'ovocyte d'Helix, C. r. Soc. biol. LIV.
—— 1902. Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. de biol. XIX.
ARNOLD, G. 1912. The rôle of the chondriosomes in the cells of the guinea-pigs pancreas. Arch. f. Zellf. Bd. VIII.
— I. 1898. Über Struktur und Architektur der Zellen. Arch. f. mikr. Anatomie. LII.
—— 1907. Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriokonten und Netzfiguren. Anat. Anz. XXXI.
—— 1914. Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena.
BARFURTH. 1880. Leber der Gastropoden, ein Hepatopankreas. Zool. Anz. Bd. 3.
—— 1883. Über Bau und Tätigkeit der Gastropodenleber. Arch. f. mikr. Anat. XXII.
BENDA. 1897. Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. Phys. Ges. zu Berlin. 1896/97.
—— 1898. Entstehung der Spiralfasern des Verbindungsstückes der Säugetierspermien. Verh. d. anat. Ges. XII. Tag. Kiel.

Benda. 1899. Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen. Verh. d. Phys. Ges. zu Berlin.

—— 1899. Weitere Mitteilungen über die Mitochondrien. Verh. d. Phys. Ges. zu Berlin.

—— 1902. Die Mitochondria; Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. XII.

Biedermann. 1911. Physiologie des Stoffwechsels. Aus Winterstein »Handbuch der vergleichenden Anatomie«. Jena.

Bouin, P. 1905. Ergastoplasma et mitochondria dans les cellules glandulaires séreuses. C. r. Soc. biol. Bd. LVIII.

— M. und P. 1898. Sur la présence des filaments ergastoplasmiques dans l'ovocyte d'Asterina gibbosa. Bibl. anatomique. VI.

Brücke. 1861. Über die Elementarorganismen.

Buchner. 1915. Praktikum der Zellenlehre. Berlin.

Champy. 1909. A propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales. C. r. Soc. biol. Bd. LXVI.

—— 1911. Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et dans la sécrétion. Arch. d'Anat. micr. Bd. XIII.

Duesberg. 1908. Sur l'existence de mitochondries dans l'oeuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anz. Bd. XXXII.

—— 1908. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen Arch. f. mikr. Anat. 1908. Bd. LXXI.

Eberth und Müller. 1892. Untersuchungen über die Pankreas. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl.

Flemming. 1882. Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig.

Garnier. 1897. Les filaments basaux des cellules glandulaires. Bibliogr. anat.

—— 1899. Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion. Journ. Anat. Phys. Paris. XXXVI.

—— 1900. Considérations générales sur l'ergastoplasme, protoplasme supérieur des cellules glandulaires. Journ. d. phys. et de path. gén.

Goldschmidt. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen Zool. Jahrb. XXI.

Guieyesse-Pellissier. 1901. La capsule surrenale du cobaye. Histol. et fonction. Journ. de l'Anat. et de la Phys. XXXVII.

—— 1909. Les différenciations protoplasmiques et l'activité cellulaire. Revue gén. des Sciences.

Heidenhain, R. 1868. Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung. Stud. phys. Inst. Breslau. Heft 4.

— M. 1907 und 1911. Plasma und Zelle. Jena.

Hertwig, R. 1899. Über Enzystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschr. C. v. Kupffer, Jena.

—— 1903. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma.

—— 1904. Über physiol. Degeneration von Actinosphaerium Eichhorni. Festschr. E. Haeckel, Jena.

d'Hollander. 1904. Recherches sur l'oogenese et sur la structure et la signification du noyau de Balbiani chez les oiseaux. Arch. Anat. micr. Paris. VII.

Hoven. 1910. Contributions à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. Note préliminaire. Anat. Anz. Bd. XXXVII.

HOVEN. 1911. Du rôle du chondriome dans l'élaboration des grains de sécrétion dans la glande mammaire. Anat. Anz. XXXIX.

—— 1912. Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. Arch. f. Zellf. VIII.

JÖRGENSEN. 1909. Zellstudien III. Arch. f. Zellf. II.

KEMNITZ. 1912. Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellf. VII.

KOIRANSKY. 1904. Über eigentümliche Gebilde in den Leberzellen der Amphibien. Anat. Anz. XXV.

KÜHNE und LEA. 1882. Beobachtungen über die Absonderungen der Pankreas. Unters. d. phys. Inst. Heidelberg.

LAGUESSE. 1899. Corpuscules paranucléaires (parasomes), filaments basaux et zymogène dans les sécrétantes. C. r. de la Soc. biol.

—— 1905. Le pancréas. Revue générale d'histologie.

LAUNOY. 1901. Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans les glandes salivaires des Ophidiens. S. r. Soc. biol.

LOYEZ. 1909. Les premiers stades de la vitellogenèse chez quelques Tuniciers. C. R. Assoc. Anat. 11. Réun.

MATHEWS. 1899. The changes in structure of the pancréas cells. A consideration of some aspects of cell metabolism. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl.

MAZIARSKY. 1910. Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Contribution à l'étude du noyau cellulaire. Arch. f. Zellf. IV.

MEVES. 1900. Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. LVI.

—— 1908. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen; zytologische Studien am Hühnerembryo. Ebenda LXXI.

—— 1910. Über Strukturen an Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Ebenda. LXXV.

—— 1910. Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weißen Blutzellen. Ebenda. LXXVI.

—— 1911. Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Ebenda. LXXVI.

—— 1913. Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteils bei der Befruchtung des Eies von Phallusia mammilata. Ebenda. LXXXII.

—— 1914. Was sind Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von RETZIUS. Ebenda. Abt. I. LXXXV.

—— 1915. Was sind Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrag von BENDA: Die Bedeutung der Zellstrukturen für die Pathologie. Ebenda. Abt. I. LXXXVII.

—— 1915. Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (Mytilus edulis). Ebenda. Abt. II. LXXXVII.

—— 1915. Über die Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von Filaria papillosa. Ebenda. Abt. II. LXXXVII.

—— 1917. Plastosomen in Pflanzenzellen. Abt. I. LXXXIX.

NUSSBAUM. 1879. Über Bau und Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. XVI.

OGATA. 1883. Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Sekretion. Arch. f. Anat.

PACAUT et VIGIER. 1905. Les glandes salivaires de l'Escargot. Arch. d'Anatomie micr.

PFLÜGER. Die Speicheldrüsen. In STRICKERS Handbuch der Gewebelehre.

PLATNER. 1886. Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehungen zur Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. XXVI.

POPOFF. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. LXX.

PRENANT. 1899. Sur le protoplasme supérieur (archoplasme) (ergastoplasme). Etude critique. Journ. d'Anat. et de phys. XXXV.

—— 1910. Les mitochondries et l'ergastoplasme. C. r. Soc. biol.

REGAUD et MAWAS. 1909. Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les mammifères. C. r. Soc. biol.

—— 1909. Ergastoplasme et mitochondries dans les cellules de la glande sous-maxillaire de l'homme. C. r. Soc. biol.

—— 1909. Sur la structure du protoplasme (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules des canaux sécréteurs de quelques glandes salivaires des mammifères. C. r. Ass. Anat. Nancy.

RUSSO. 1907. Sull' origine dei mitochondri e sulla formazione del deutoplasma nell' oocite di alcuni mammiferi. Rendic. Acc. Lincei. XVI.

—— 1910. Sui mutamenti che subiscono le mitochondri ed i materiali deutoplasmici dell' oocite di Coniglia in diversi periodi di inanizione. Arch. f. Zellf. Bd. V.

SCHAUDINN. 1903. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt V. 19.

SCHULTZE. 1911. Über die Genese der Granula der Drüsenzellen. Anat. Anz. Bd. XXXVIII.

V. LA VALETTE ST. GEORGE. 1867. Über die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3.

VAN DER STRICHT. 1904. La couche vitellogène et les mitochondries de l'oeuf des mammifères. Verh. Anat. Ges.

—— 1906. Le corps vitellin de Balbiani et la masse vitellogène dans l'oocyte de Rana temporaria. Bull. Acad. royal de Belgique.

THEOHARI. 1899. Existence de filaments basaux dans les cellules principales de la muqueuse gastrique. C. r. Soc. biol.

WARBURG. 1908. Beobachtungen über die Oxydationsprozesse am Seeigelei. Z. f. phys. Chemie. LVII.

Weitere Studien über die Oogenese des Dendrocoelum lacteum[1].

II. Die Längskonjugation der Chromosomen.

Von

Privatdozent J. Gelei.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg[2]).

Mit 7 Textfiguren und Tafel VI—XI.

Inhaltsverzeichnis.

---

[1]) Als erste dieser Studien soll die 1913 erschienene Arbeit: Über die Ovogenese von *Dendrocoelum lacteum* betrachtet werden.

[2]) Die Arbeit habe ich schon im Dezember 1913 bei Professor Boveri abgeschlossen, seither haben mich aber die verschiedensten Umstände an der Veröffentlichung verhindert.

Einführung.

Das richtige Erkenntnis einer Erscheinung beruht einerseits auf genauer Beobachtung der dabei auftretenden Veränderungen, auf sorgfältigen Studien der daran teilnehmenden substantiellen Faktoren und der dabei tätigen inneren oder äußeren Kräfte. Erleichtert wird diese Arbeit anderseits und wird zugleich zuverlässiger, wenn man den Weg verfolgen kann, den die an der Veränderung beteiligten Faktoren eingeschlagen haben. Mit Rücksicht auf diese Überlegung haben mich in der Ausführung vorliegender Arbeit folgende Gesichtspunkte geführt.

Die Haupterscheinung, die wir bei dieser Gelegenheit untersuchen wollen, ist die paarweise Vereinigung der Chromosomen in den Oozyten, ein nach übereinstimmender Meinung der Forscher biologisch allerwichtigstes Geschehnis in der Entwickelungsgeschichte der Geschlechtszellen. Als substantielle Gebilde treten dabei statt der gewöhnlichen. dicken, glatten homogenen Chromosomen dünne, variköse, ziemlich gleichmäßig gekörnelte und außerordentlich lange Formen auf, die wir Fadenchromosomen, Schleifenchromosomen oder kurz Schleifen bzw. Fäden nennen. Es finden sich darunter Paare in ähnlicher Weise, wie unter den Teilungschromosomen. Dabei äußert sich eine innere Kraft, der Konjugationstrieb der Paare. Weiterhin ist noch eine äußere Kraft dabei tätig, die

die Schleifenenden an dem einen Pol der Zelle zusammenrafft und sodann die Schleifenschenkel möglichst gerade richtet, wodurch das gegenseitige Auffinden der Schleifenpaare erleichtert wird. Alle diese Faktoren haben aber zu der Zeit ihrer uns hier interessierenden Betätigung schon einen Entwickelungsweg hinter sich. Dieser Weg wird bezeichnet durch die sogenannten präsyndetische Phase, d. h. durch das Ruhestadium und durch das darauffolgende Knäuelstadium der jungen Oocytenkerne. Den Ablauf dieser Einleitungsphase kennen zu lernen, wird die eine zunächst zu lösende Aufgabe dieser Arbeit sein. Wir werden sogar auf die Geschehnisse der letzten oogonialen Teilungen zurückgreifen müssen.

Demjenigen, der aus eigener Erfahrung diese Gebiete der Cytologie kennt, braucht man die außerordentlichen Schwierigkeiten der Untersuchung nicht zu betonen; den nicht Eingeweihten möchte ich auf die Worte Ficks verweisen, die zu einer Zeit ausgesprochen wurden (1907), als schon eine beinahe unübersehbare Fülle von Literatur vorhanden war. Er sagt, »daß bei den zurzeit nur anwendbaren Untersuchungsmethoden und der Kompliziertheit der Verhältnisse, wie bei so vielen Fragen der mikroskopischen Anatomie, eine wirklich sichere Lösung der Frage heutzutage noch gar nicht möglich ist« (S. 41). Ähnlich äußert sich Häcker in einer zu gleicher Zeit erschienenen zusammenfassenden Arbeit. — Bei ihrer ultraskeptischen Stellungnahme könnten Fick und Häcker auch heute nach dem jetzigen Stand der Literatur nichts anderes sagen. Seither haben nämlich die Lösungsversuche dieser Frage nur in die Breite, nicht aber in die Tiefe zugenommen. Auch über die Art und Weise der Chromosomenvereinigung sind die Forscher noch nicht einig.

Es werden im ganzen drei Modi der Konjugation angegeben oder vielmehr angenommen: 1. die Längskonjugation oder Parasyndesis (Häcker), 2. die Endkonjugation oder Metasyndesis (Häcker) und 3. die Faltung oder nachträgliche, der Länge nach erfolgende Verklebung der zuerst endweise vereinigten Paare. Diese letzte Art und Weise der Ausführung wäre als vermittelte oder indirekte und dann die beiden ersten als direkte Konjugation zu unterscheiden. Die beiden ersten Modi stehen einander schroff gegenüber; die letztere Annahme versucht eher eine vermittelnde Stellung zwischen den beiden vorigen einzunehmen, indem es sich dabei um eine Parasyndesis handelt, der eine Metasyndesis vorausgeht.

Die Schwierigkeit der Lösung dieser Frage wird auch dadurch erhöht, daß wir — wie ich erwähnt habe — auch die vorhergehenden Veränderungen kennen müssen. Die Konjugation fällt zwar in verhältnis-

mäßig frühe Entwickelungsphasen der Oozyten, immerhin haben aber diese Zellen bis zu diesem Zeitpunkt schon eine nicht unbeträchtliche Entwickelung durchgemacht. Ebenso wie zum Verständnis der Konjugation der Protisten die sich vorher in ihnen abspielenden Veränderungen von Wichtigkeit sind, dürfen wir auch von den frühesten Phasen der Oozytenentwickelung wie auch der vorhergehenden letzten Oogonienteilung mancherlei Aufschlüsse erwarten. Daher habe ich außer der eigentlichen Konjugation der Chromosomen auch die vorher an ihnen in Augenschein tretenden Veränderungen auf das sorgfältigste studiert.

Auch die Literatur der Konjugationsfrage zeigt uns die Wichtigkeit einer genaueren Untersuchung dieser frühen Stadien. Die Anhänger der Endkonjugation versuchen nämlich oft den auch bei ihren Untersuchungsobjekten im Konjugationsstadium festgestellten Parallelismus je zweier dünnen Fäden nicht als eine Längskonjugation ganzer Chromosomen, sondern als eine Wiedervereinigung von Chromosomenspalthälften zu deuten. Diese Spaltung der Chromosomen müßte nach ihnen ganz früh bei den Kernrekonstruktionen oder sogar in der Telophase der letzten Oogonienteilung auftreten. Sie gehen sogar weiter, und behaupten, es gäbe überhaupt keine Längskonjugation, sondern daß man dort, wo eine solche beschrieben wurde, die eigentliche Metasyndese übersehen und daher der Wiederverschmelzung von Tochterchromosomen den Wert einer Parasyndese zugeschrieben hat. Außerdem behaupten manche Gegner der Längskonjugation, daß vielfach die überall auf späteren Stadien eintretende Spaltung der Chromosomen (das Schistonemastadium), gleich Diakinese, als eine Konjugation derselben beschrieben wird. — Bei einem derartigen Stand der Dinge muß also jeder Forscher zu zeigen versuchen, ob die ominöse frühe Spaltung der Chromosomen in der Telophase der letzten oogonialen Teilung eintritt, oder nicht. Dementsprechend muß weiterhin gezeigt werden, ob die Fadenchromosomen vor der Konjugation in der diploiden oder, wenn sie sich vorher gespalten haben, in der didiploiden Zahl auftreten oder nicht. Es muß weiterhin die behauptete Art und Weise der Konjugation nicht nur aus dem Ablaufe der Reifeteilungen erschlossen, sondern Schritt für Schritt verfolgt und bewiesen werden.

Die Anregung zu der Beschäftigung mit diesen Fragen verdankte ich dem seither dahingeschiedenen Professor Boveri; auf seine Veranlassung habe ich diese Arbeit im Jahre 1913 in seinem Laboratorium ausgeführt, nachdem er meine, aus dem Münchner Institut als Belege meiner 1913 erschienenen und dieses Thema kurz behandelnden Arbeit (S. 75—79) mitgebrachten Präparate bei einer Demonstration als sehr

beweiskräftig für die Längskonjugation der Chromosomen gefunden hatte. Die folgenden Zeilen mögen zeigen, daß es nicht ohne Nutzen war, dem guten Rat zu folgen, und dieses Thema nochmals auf breiter Basis in Angriff zu nehmen. Ich spreche an dieser Stelle, leider schon zu spät, dem seither verstorbenen Herrn Professor Boveri für sein außerordentlich liebenswürdiges Entgegenkommen, für die vielen Ratschläge und sein Interesse, womit er meine Arbeit gefördert hatte, meinen wärmsten Dank aus. Sein Andenken lebt aber bei jedem für immer, der das Glück hatte unter seiner Führung wissenschaftlich arbeiten zu können. Ich bin außerdem auch den Herren Professoren Zarnik und Baltzer zu Dank verpflichtet.

Methode.

Wer mit den Erscheinungen, die mit der Synapsis verknüpft sind, vertraut ist, wird zugeben, daß die Lösung der Chromosomenkonjugationsphänomene zugleich eine technische Frage einschließt. Auch die Geschichte des Begriffes der Synapsis, die Umwandlung, die dieser Begriff in der Zeit erfahren hat, indem sich die einseitige Zusammenballung des Chromatins allmählich als eine Folge unzweckmäßiger Konservierung entpuppte, zeigt uns dies trefflich.

Durch Ausnützung der natürlichen Vorteile meines Objekts bin ich bald darauf gekommen, daß die einzige Methode, die uns vor jedem Irrtum bewahrt und am sichersten zum Ziele führt, die Herstellung von Totalpräparaten der Zellen durch Zerzupfen des frischen Gewebes ist, eine Methode, die schon von Flemming (1887) empfohlen wurde. Wie ich bereits in zwei Arbeiten (1913 *a*, 1913 *b*) hervorgehoben habe, ist das Dendrocölumgewebe zum Zerzupfen im frischen Zustande äußerst geeignet. Solche Präparate haben drei Vorzüge: I. Die Zellen sind in einer Schicht ausgebreitet, und kommen daher direkt mit der Fixierungsflüssigkeit in Berührung, wodurch man die denkbar beste Fixierung erreicht. 2. Da eine Einbettung in Paraffin vermieden wird, wirken die Farblösungen viel intensiver wie bei Schnitten. 3. Man bekommt, was am wichtigsten ist, nur ganze Kerne, während auf Schnitten gar zu leicht beim Anschneiden der Kerne einzelne Chromosomen durch das Messer verschleppt werden. — Man könnte geneigt sein, zu denken, daß die so gewonnenen Präparate zu dick sind, um feinere Studien an ihnen anstellen zu können. Dies ist aber keineswegs der Fall. In diesen Totalpräparaten sind nämlich die Kerne so durchsichtig, wie man sie auch auf den dünnsten Schnitten nicht klarer zu Gesichte bekommt. Dies hat seine Ursache darin, daß die Vermehrungszellen in den Zupfpräparaten nicht kugelig bleiben, sondern sich infolge ihrer

Weichheit etwas abplatten. Dem Nachteil, daß tiefer gelegene Details von darüber gelagerten Elementen verdeckt werden und nicht klar analysierbar sind, kann man dadurch begegnen, daß man auch als Objektträger ein größeres Deckglas benützt. Bei der Behandlung solcher zwischen zwei Deckgläschen verschlossener Präparate leistet gute Dienste Heidenhains gefensterter Aluminiumobjektträger, da man mit Hilfe desselben das Präparat von beiden Seiten untersuchen kann. Will man die Fadenchromosomen oder die konjugierten Paare auf ihre innere Struktur eingehender prüfen, so kann man sich an die peripher in den Kernen liegenden vereinzelten Chromosomen halten, die man wie dünnste Schnitte mit den stärksten Systemen untersuchen kann. — Mit Rücksicht aber auf die Gefahren, die das Zerzupfen mit sich bringt, muß man die Resultate an Schnittpräparaten immer kontrollieren.

So bin ich schon bei der Herstellung des ersten Zupfpräparates auf einen großen Nachteil dieser Methode gestoßen, daß nämlich — besonders der Randteil des ausgebreiteten Zupffeldes — schon in der kurzen Zeit, während ich das Stückchen Gewebe mit zwei Präpariernadeln zerzupfte, etwas eintrocknete. Um dieses Eintrocknen oder auch das Konzentrierterwerden des Zell- und Kernsaftes zu verhindern und dadurch jeder artifiziellen Veränderung der Zelle vorzubeugen, habe ich einen besonderen Präparierkasten konstruiert. Man kann darin eine größere Zahl von Präparaten zugleich herstellen. Die Beschreibung dieses Apparates habe ich schon 1913 (*b*) in Aussicht gestellt, damals aber doch unterlassen, und an ihm seither mehrere Verbesserungen durchgeführt. — Über den Bau dieses Apparates will ich hier nur kurz hervorheben, daß er ein viereckiges Kästchen darstellt, dessen Inneres beim Präparieren von der äußeren trockenen Luft vollständig abgeschlossen ist. Die Luft im Kästchen wird durch nasses Fließpapier ständig feucht erhalten. Die obere Wand des Kästchens bildet eine Glasplatte, welche mit einem fensterartigen Ausschnitt versehen ist. Dieses Fenster decke ich mit zwei übereinander verschiebbaren Glimmerplatten zu, die nur zwei Präpariernadeln den Durchgang gestatten. Die Objektträger oder Deckgläschen kann man mit Hilfe eines Schiebers wechseln, der während dieser Prozedur kaum eine Spur trockener Luft mit in das Kästchen hineinbringt. Man kann endlich das Präparat, falls man jede Berührung mit trockener Luft vermeiden will, auch im Kästchen fixieren; zu diesem Zwecke ist das Kästchen mit einem seitlichen, sonst verschlossenen Loch versehen, durch welches man mit Hilfe einer Pipette die Fixierungsflüssigkeit oder Dämpfe einer solchen auf das Präparat bringen kann.

Daß das zerzupfte Gewebe in der Fixierungsflüssigkeit nicht ab-

schwimmt oder beim schnellen Eintauchen in die Flüssigkeit durch die Oberflächenspannung des Wassers stellenweise nicht verschoben wird, wodurch unerwünschte Aggregate in dem Präparate entstehen könnten, verhindert man dadurch, daß man das Präparat vorher in feuchter Luft einige Sekunden mit Osmiumdämpfen räuchert. Die Osmiumdämpfe fixieren die oberflächliche Schicht unglaublich schnell: es genügen schon 6 Sekunden dazu. Die gelatinierte oberflächliche Eiweißschicht befestigt das Präparat wie ein dünner Zelloidinüberzug und schützt dasselbe sowohl vor dem Abschwemmen als auch vor leichteren mechanischen Schädigungen, wie sich solche beim Eintauchen in das Wasser oder während des Herabsinkens in der Fixierungsflüssigkeit, vor allem, wenn man das Präparat schnell in dieselbe hineinwirft, ergeben könnten.

Bei meiner ersten Arbeit über die Oogenese von *Dendrocoelum* (1913 *a*) habe ich eine Anzahl von Fixierungs- und Färbungsverfahren ausprobiert. Da es sich jetzt nur um die Chromatinformationen handelte, die ich in der ersten Arbeit nicht eingehend genug berücksichtigt hatte, befriedigten mich die früher von mir angewandten Verfahren nicht ganz. Ich fand jetzt, daß die denkbar beste Fixierung des Kernes, der Kerngrundsubstanz und der Konjugationschromosomen das Altmannsche Gemisch liefert. Leider konnte ich nach dieser Fixierung mit keinem Farbstoff eine genügend intensive Tinktion erzielen. Gute Ergebnisse lieferte auch das starke Flemmingsche Gemisch (15 Tropfen 1%ige Chromsäure, 4 Tropfen 2%ige Osmiumsäure, 3 Tropfen konz. Eisessig), ferner Apathys Sublimat-Osmiumgemisch (6% : 1%, mit Spuren von Natrium jodicum — $NaJO_3$ —, 0,2%) und ein von mir zusammengesetztes Formal-Osmiumgemisch, das 5% Formal und 1% Osmiumtetraoxyd enthält. Die Fixierung mit dieser letzten Flüssigkeit ist nur im Eisschrank ausführbar, weil das Osmium bei Zimmertemperatur durch das Formal zu schnell reduziert wird; daher kann dieses Gemisch auch nur im Eisschrank aufbewahrt werden.

Alle Färbungsverfahren werden, was die Tinktion in allen seinen Zuständen des Chromatins anlangt, weit von der Romanovsky-Giemsa-Methode mit Giemsas Azureosin von Grübler übertroffen. Diese rote oder rotviolette Färbung ist merkwürdigerweise so intensiv, daß sie die stärksten Vergrößerungen zuläßt und doch so klar und durchsichtig, daß auch die tiefliegenden Details der Kerne deutlich wahrnehmbar sind. Am haltbarsten ist diese Färbung nach einer Fixierung mit konzentriertem Sublimat. Aber auch Präparate, die mit Osmiumdämpfen und darauf mit konzentriertem Sublimat oder Osmium-Sublimat einige Minuten fixiert wurden, haben, obschon sie bereits 2 Jahre alt sind, kaum etwas an Stärke und Elektivität der Färbung eingebüßt. Die frisch zerzupften,

mit Osmiumdämpfen und darauf mit Sublimat (1 Stunde) oder mit Osmiumsublimat (30 Sekunden bis einige Minuten) fixierten Präparate stehen in keiner Weise den gewöhnlichen Sublimatpräparaten nach. Die Giemsa-Färbung gelingt auch nach der Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch und Formol-Osmium: die Farbe der Chromatinformationen wird aber nicht rot, sondern blau, und sie verblaßt schon während eines Jahres. Frisch sind aber diese Präparate, besonders die mit Flemmings Gemisch fixierten sehr gut verwendbar. Ich habe aber auch nach der Fixierung mit Flemmings Gemisch außerordentlich haltbare und klare Präparate mit der Giemsa-Lösung erhalten, wenn ich die Objekte vor der Färbung mit einer 1%igen wässerigen Lösung von Ammoniummolyledat 5—10 Minuten lang beizte und darauf in mehrmals gewechseltem destilliertem Wasser 10 Minuten lang wusch. Die Farbe der Konjugationschromosomen wird dadurch blauviolett und so intensiv wie nach Eisenhämatoxylin. Ein Vorzug dieser Methode besteht weiterhin darin, daß man bei der Überführung vom Wasser zum Xylol kein Aceton als Intermedium braucht, sondern die Präparate ruhig durch die Alkoholreihe führen kann. Man muß sie sogar in irgendeinem Alkoholgemisch (ich benütze 96- oder 100%iges) gründlich differenzieren[1]).

Die gewöhnlichen Giemsa-Präparate behandelte ich folgendermaßen: Färbung 1 Stunde; Abwaschen der Farblösung in Wasser; Aceton-Wasser (50 : 50); reines Aceton einmal gewechselt; darauf eine Aceton-Xylolreihe mit steigendem Prozentgehalt an Xylol: 10%, 50% und 80%; reines Xylol zweimal; zum Schluß optisches Zedernöl. Das Acetonwasser, Aceton, und Aceton mit 10% Xylol habe ich mit einigen Tropfen von der Giemsaschen Stammlösung versetzt, damit in diesen Intermedien nichts von der Farbe des Präparats ausgewaschen wird.

Fast eben so gute Präparate wie nach Flemmings Gemisch. Ammoniummolybdat und Giemsa-Lösung, erhielt ich auch nach dem Formol-Osmiumgemisch, wenn ich sie gleichfalls mit Ammoniummolybdat beizte und sodann mit einer Toluidinblaulösung 1 : 3000 färbte. Diese Präparate sind im Alkohol gut differenzierbar. — Man kann Ammoniummolybdat auch erst nach der Giemsa- oder Toluidinblaufärbung anwenden; die Farbstoffe werden dadurch gewissermaßen am Gewebe fixiert. Gute Resultate erzielte ich weiterhin nach den verschiedensten Osmiumfixierungen (die Altmannsche ausgenommen) mit einer konzentrierten wässerigen Thionin- oder Gentianviolettlösung. Auch hier wandte ich manchmal ein Vor- oder Nachbeizen mit Ammoniummolybdat an.

[1]) Bemerkung b. Korrektur. Bloß diese Präparate sind grenzlos haltbar, die vorher erwähnten aber sind nach 10 Jahren verblaßt.

Kap. I. Das Verhalten der Chromosomen vor der Konjugation.

A. Die letzte oogoniale Teilung.

Wie ich in der Einleitung bemerkte, verdient schon die letzte oogoniale Teilung unsere Berücksichtigung. Es wäre außerordentlich interessant, wenn man an einem geeigneten Objekt in jeder Hinsicht aufklären könnte, wodurch sich jene letzte oogoniale Teilung, welche Oocyten liefert, von den früheren Teilungen in der Oogonienstammreihe unterscheidet. Die Lösung dieser Frage würde uns sicher manches aus der Entwickelung der Geschlechtszellen verständlich machen. Leider ist das *Dendrocoelum*, wie ich es schon an anderer Stelle auseinander gesetzt (1913 *a*, S. 62—66), gar kein geeignetes Objekt dafür. Ich habe über 40 Ovarien geschnitten und über 200 Zupfpräparate hergestellt, ich konnte aber kaum 25 Bilder finden, die ich zum Studium der letzten oogonialen Teilung benützen konnte. Ich möchte doch nicht unterlassen, das wenige, was ich daran wahrnehmen konnte, hier zu besprechen.

Ich habe schon in meiner erwähnten Arbeit hervorgehoben, daß die bei der letzten oogonialen Teilung in die Äquatorialplatte eingestellten Chromosomen viel länger sind, als in den vorherigen Teilungen; ich fand auch jetzt eine Anzahl Bilder, die dies bestätigen. Auch die Oogonien selbst (Fig. 2, 3 Taf. VI) erreichen vor der letzten Teilung eine bedeutendere Größe als bei vorhergehenden Teilungen.

In den ältesten Oogonien (jüngere habe ich in dieser Hinsicht nicht untersucht) bildet sich in der Prophase kein kontinuierliches Spirem aus. Das Chromatin vereinigt sich zu kurzen Gebilden (Fig. 1, Taf. I), die kaum länger sind als gewöhnliche Chromosomen. Merkwürdig ist, daß die Chromosomen, sobald sie als solche unterscheidbar sind (Fig. 2, Taf. I), ungefähr die U- oder Hakenform zeigen, wie in der vorherigen Telophase. Sie sind im Kernraum unregelmäßig zerstreut, zeigen also keine Spur einer Rablschen Orientierung, die sich darin äußern würde, daß die Chromosomenschenkel alle gleich gerichtet ständen und die Umbiegungsstellen der Chromosomen um ein Polfeld gruppiert wären. Sie verharren bis zur Auflösung der Kernmembran auf diesem knäuelartigen Stadium, doch besteht, wie gesagt, keine Kontinuität der Fäden.

Fig. 2, die ich etwas näher besprechen möchte, zeigt die Schleifen in einem charakteristischen Zustande. Diese Figur stammt von einem Totalpräparat. Die Größe der Zelle deutet uns an, daß es sich um eine Oocytenmutterzelle handelt. Die Kernmembran ist im Begriff, sich aufzulösen. An der linken Seite des Kernes ist nämlich keine Membran mehr zu unterscheiden, während sie an andren Stellen noch vorhanden

ist. In der unteren Partie der Zelle ist in der Nähe des Kernes eine Strahlung wahrzunehmen. Nach ihrem vorgerückten Zustande zu schließen, dürften in der Zelle schon zwei Teilungszentren vorhanden sein. Das Präparat war dabei soweit differentiert, daß ich über die Lage des andren nichts sicheres feststellen konnte. Eine Andeutung von schwacher Strahlung war sowohl in der gegenüberliegenden Hälfte der Zelle, als auch in der Nähe des andren Zentrums, hier von einem dunklen Körnchen bedeckt, wahrzunehmen. Die Chromosomenschleifen, die in der Figur sämtlich eingetragen sind, bilden eine Art Knäuel. Zehn von ihnen waren gut zu unterscheiden, die übrigen vier waren aber untereinander so verwickelt, daß ich ihre Enden nicht mit Sicherheit feststellen konnte. Die Chromosomen dieses Knäuelstadiums sind zunächst geschlängelt; sie glätten sich aber noch im Kernraume, bevor die Kernmembran verschwindet, und zeigen dann um so deutlicher U- oder Haken- oder Bogenform. — Entsprechend meiner früheren Erfahrung nehmen die Nucleolen, wie dies auch aus der Fig. 2 zu ersehen, an der Bildung der Chromosomen nicht teil. Der links stehende Nucleol ist hier eben im Begriff sich von einem Chromosomen zu trennen. Die Nucleolen sind auch noch während der Metakinese im Zellkörper in der Nähe der Äquatorialplatte zu finden. Bald darauf verschwinden sie. — Osmiumpräparate zeigen nach keiner Färbung eine derartige Längsrichtung der Chromosomen, wie ich sie in meiner vorigen Arbeit (1913) auf Taf. IV, Fig. 4 abgebildet habe. Dieses Bild ist damals nach einer Fixierung mit warmer Zenkerscher Flüssigkeit zu Stande gekommen, und wir müssen im Bewahren der wahren Strukturverhältnisse den Osmiumfixationen über andren einen Vorrang geben.

Fig. 3, Taf. VI, zeigt die Konturen eines anderen Oogoniums aus einem Schnittpräparat in gleicher Vergrößerung wie Fig. 2. Eine Vergleichung dieses Bildes mit den Fig. 19—21 (Taf. VII), welche Oocyten auf dem gleichen Stadium darstellen, belehrt uns über Größenzunahme der Oocyten während des Ruhestadiums ihres Kernes.

Ein folgendes Stadium, auf das ich besonders Wert lege, es handelt sich nämlich um die Äquatiorialplatte der metakinetischen Figur, zeigen uns Fig. 4—6, Taf. VI. Der Zustand der Chromosomen auf diesem Stadium ist besonders günstig für vergleichende Studien. 14 solche Äquatorialplatten fand ich in meinen Präparaten. Unter diesen lag aber leider keine parallel mit dem Gesichtsfeld. An sich stellen die Äquatorialplatten der Oogonialmitosen vom *Dendrocoelum* kein günstiges Untersuchungsmaterial dar, da sich nie alle Chromosomen in eine geometrische Ebene einstellen. Das gleiche gilt manchmal auch noch für die Tochterplatten.

Daher sind die Längenmessungen der Chromosomen außerordentlich erschwert; für mich um so mehr, weil mir, wie gesagt, keine mit dem optischen Horizont parallel laufende Äquatorialplatte zur Verfügung stand. Ich mußte mich also begnügen, nur an einer Platte genauere Messungen auszuführen (Fig. 4). Zum Vergleich hatte ich Längenmessungen auch an der Mitose einer Somazelle (Fig. 6, Taf. VI) gemacht. Die Methode der Messung bespreche ich weiter unten.

Bei näherer Betrachtung der zwei abgebildeten Äquatorialplatten (Fig. 4 und 5) kann man ohne weiteres erkennen, daß die Chromosomen verschieden lang sind, und daß die längsten die kürzesten beinahe um das doppelte übertreffen. Paare kann man unter den Chromosomen ohne weiteres kaum unterscheiden, weil die gebogenen Chromosomen nicht alle von der Seite zu sehen sind und man die Höhenunterschiede an dem projektiven Bild nicht richtig abschätzen kann. Als Paarlinge sind in der Fig. 4 die beiden mit VI und in der Fig. 5 die mit × bezeichneten Chromosomen zu erkennen. Erst Messungen haben ergeben, daß man unter den 14 Chromosomen 7 Paare, bestehend aus gleichlangen Fäden, unterscheiden kann. Bei der von mir angewandten Vergrößerung konnte ich für die Paare folgende Längenwerte in Millimetern feststellen:

I: 14
II: 15,5
III: 16,4
IV: 20,6
V: 21.5
VI: 25
VII: 26.

Es fragt sich, ob es sich bei diesen Werten für gegebene Stadien um absolute Größen handelt, oder nicht, weiterhin ob die relativen Längenunterschiede der Paare konstant sind oder ob in dieser Hinsicht ein gewisser Spielraum vorhanden ist. Ich halte es für wahrscheinlich, daß wohl die relativen Längen in den Zellen gleicher Art konstant sind, daß aber eine absolute Länge der Chromosomen für gegebene Stadien nicht existiert, sondern daß der ganze Chromosomenbestand in den verschiedenen Zellen innerhalb eines kleinen Spielraums variabel ist. Solche kleinen Längenunterschiede zwischen den Chromosomenbeständen verschiedener Äquatorialplatten könnten direkt mit dem individuellen Größenunterschiede der Zellen im Zusammenhang stehen.

Wir müssen noch bemerken, daß wir aus der Feststellung der Länge der Chromosomen (vgl. Fig. 4) auch bezüglich ihrer Lage wichtiges er-

fahren. weil wir sofort bemerken, daß die Chromosomen von gleicher Länge, die gewöhnlich als homolog bezeichnet werden, nicht nebeneinander stehen.

Wie bekannt, sind die Chromosomen während der Teilung Längenveränderungen unterworfen. Und zwar erleiden sie im *Dendrocoelum* von der Auflösung der Kernmembran bis zur Telophase eine allmähliche Verkürzung und von da an wieder eine Verlängerung.

Ob den Paaren schon in der Äquatorialplatte eine charakteristische Form zukommt, konnte ich nicht feststellen. Zu solchen Feststellungen gehört nämlich ein eingehenderes Studium mehrerer Äquatorialplatten. Die wenigen Bilder, die ich gesehen habe, zeigen nur so viel, daß die Chromosomen gebogen sind, und zwar kann die Umbiegungsstelle sowohl in der Mitte liegen als auch seitlich davon. Im letzteren Falle, was öfter vorkommt, sind die Chromosomen hakenförmig.

Charakteristischer ist die Form der metakinetischen Chromosomen. Die meisten Tochterchromosomen werden nämlich etwa seitlich von der Mitte durch Zugsfasern erfaßt und in der Weise auseinander gezogen, daß dieser Teil vorauseilt. Infolgedessen sind die meisten Chromosomen während der dizentrischen Wanderung exzentrisch gebogen und zeigen eine Hakenform (Fig. 7, Taf. VI, Fig. 56, Taf. X).

Wie ich in meiner vorigen Arbeit (1913) festgestellt habe, rücken die Centrosomen[1]) bald nach der Auflösung der Kernmembran dicht an die Zellperipherie (s. Fig. 5, Taf. IV 1913 und die Fig. 56, Taf. X, dieser Arbeit[2]). In der Telophase der Teilung nähern sich den Centrosomen

[1]) Diese Gebilde habe ich vorher (1913) als Centriolen bezeichnet. Man kann aber an Präparaten nach Flemming mit Eisenhämatoxylin noch ein inneres stäbchenförmiges Gebilde, das eigentliche Centriol, darin differenzieren.

[2]) Über ähnliches berichtet Rappeport 1915 bezüglich der männlichen Vermehrungszellen. Er hat dabei (S. 13, 14) für die Beurteilung des Teilungsmechanismus jene sehr wichtige Beobachtung gemacht, daß die Zelloberfläche an dieser Stelle, wo das Centrosom anhaftet, am Anfange der Metakinese oft wie eingezogen aussieht. Er weist zugleich darauf hin, daß ich 1913 in meiner Fig. 5 ähnliches abgebildet habe, ohne daß ich darauf im Text eingegangen wäre. Ich für meinen Teil habe nämlich die Erscheinung als Kunstprodukt angesehen, die durch die Verkürzung der Zugsfasern während der Behandlung entstanden ist, und darum bin ich an dieser Erscheinung ohne weitere Gedanken vorbei gegangen. Rappeport sieht aber in der Erscheinung eine Folge der so oft diskutierten Verkürzung der Spindelfasern, indem er meint, daß in dem Moment, bevor die Chromosomen sich getrennt haben, der Zugwirkung der Spindelfasern bloß die Centrosomen nachgeben können, und diese die Zellmembran, weil sie daran festgeheftet sind, gegen die Mitte einziehen. Es wäre sehr zu begrüßen, wenn diese Bilder nach den verschiedensten Fixierungsmitteln konstant wären, und dadurch der Gedanke an ein Kunstprodukt ausgeschlossen wäre, weil ich selbst der Meinung bin, daß die Spindelfasern als Zugsradien bei der Teilung eine mechanische Rolle spielen, wie das das Bild von Rappeport so schön beweist.

auch die Chromosomen, wobei die vorigen unkenntlich werden. Die Chromosomen rücken sich auf diesem Stadium so eng zusammen, daß ich (1913) veranlaßt wurde, ihre Gruppe mit einer Tulpenkrone zu vergleichen (s. S. 13, Fig. 8, Taf. IV). Damals benützte ich Sublimatgemische zur Fixierung, was wohl der Grund war, daß ich die Chromosomen eng aneinander geschmiegt und sogar paarweise der Länge nach verklebt sah. Mit dieser Beobachtung stimmte weiterhin überein, daß nicht 28 Schenkel der 14 gebogenen Chromosomen zu sehen waren, sondern nur 14. Ich wußte nämlich seinerzeit nicht, daß die metakinetischen Chromosomen eine Hakenform annehmen, wobei sie einen kurzen vorauseilenden und einen langen, nachgeschleppten Schenkel haben. Die 14 Enden, die ich zählen konnte, waren eben die längeren Schenkel, während die kürzeren verdeckt waren. An Osmiumpräparaten sind hingegen alle 14 Chromosomen in ihrer Totalität deutlich wahrnehmbar, weil bei dieser Fixierung das Protoplasma auch zwischen den Chromosomen ungeschrumpft erhalten bleibt. Fig. 7, Taf. VI, stellt ein solches Bild dar und zeigt die richtige Stellung der Chromosomen zueinander.

Auf diese wichtige Feststellung, daß die Oocytenkerne die normale diploide Zahl der Chromosomen erhalten, kommen wir noch weiter unten zu sprechen.

B. Präsyndesis[1]).

Diese erste Entwicklungsphase der Gonocyten umfaßt all jene Erscheinungen, die sich im Kerne an dem Chromatin, den Chromosomen oder Fadenchromosomen vor ihrer Konjugation abspielen. (Näheres über die Nomenklatur siehe in der nächsten Studie III.)

a. Die Rekonstruktion der Oocytenkerne und ihr sogenanntes Ruhestadium.

Die folgende Beschreibung bezieht sich, wenn nichts andres bemerkt wird, auf Giemsa-Präparate, die in toto 15—30 Sekunden lang Osmiumdämpfen ausgesetzt und darauf in konzentriertem Sublimat höchstens eine Stunde fixiert wurden. Vor dem Färben habe ich meistens eine mehrstündige Härtung der Objekte in einer 1%igen Formollösung vorgenommen.

Wir beginnen mit der Fig. 7, Taf. VI. Die 14 Chromosomen schicken sich bereits an, einen neuen Kern zu bilden. Sie haben das typische Telophasenstadium schon insofern hinter sich, als sie länger geworden sind

[1]) Statt Präsynapsis.

und leicht geschlängelt, ferner ist ihre Oberfläche nicht mehr glatt. Eine Aufhellung des umgebenden Protoplasmas, die erste Spur der Ausbildung des Kernraumes ist aber noch nicht zu bemerken. — Wenn die Bildung des Keimbläschens beginnt, so ist seine Kontur zunächst uneben, ausgezackt, entsprechend der Lagerung der Chromosomenenden. Doch rundet sich der Kernraum ziemlich schnell ab. Fig. 8, Taf. VI, zeigt eine Partie eines solchen Keimbläschens auf dem Stadium, wo bereits alle Chromosomen in einem gemeinsamen Kernraume liegen, der nur an den Stellen, wo einzelne Schleifenenden besonders stark vorragen, eine Lappung erkennen läßt. Die Chromosomen sind zu dieser Zeit schon unregelmäßig angeschwollen und lassen stellenweise grobe Querbrocken unterscheiden. Außerdem fangen sie an, kleine Fortsätze zu treiben. — In Fig. 9, Taf. VI, sind die angedeuteten Veränderungen schon etwas weiter fortgeschritten. Man kann noch immer ungefähr 14 »Chromosomen« unterscheiden. Sie sind aber alle sehr aufgelockert, manche sogar auch weit »aufgelöst«. Wie Fig. 9 zeigt, gehen die Chromosomen aus einem kompakten Zustande nicht direkt in einen verästelten über, sondern werden vielmehr zuerst, wahrscheinlich durch Wasseraufnahme, gelockert, wodurch sie eine körnige Struktur erhalten; dann erst wird ihre Substanz auf »Pseudopodien«, die anfangs sehr massiv sind, verteilt. Es kommt aber bei dieser Auflockerung in der Körnelung nie eine Duplizität der Chromosomen zum Ausdrucke. Denn die Körnchen sind in den Schleifen meist unregelmäßig verteilt. Wenn sie aber doch hie und da zufällig eine Quersegmentierung vortäuschen, findet man sie zu dreien, zu vieren in einer Querreihe.

Sobald das Kernbläschen gebildet ist, erscheinen die Nucleolen und zwar tauchen sie auf in der Gegend der Schleifenenden, wenn diese noch kaum verändert sind (Fig. 8, Taf. VI).

Fig. 10, Taf. VI, zeigt eine optische Ebene einer Zelle, in der schon alle Chromosomen jenes vorgerückte Stadium der Auflockerung erreicht haben, das in der vorigen Figur erst bei wenigen zu beobachten war. Die Auflockerung bringt es mit sich, daß Querbrocken mehr in Augenschein treten; ferner zeigen sich auf diesem Stadium kurze pseudopodienartige Fortsätze an den Chromosomen. Sowohl der zentrale Teil als auch die Fortsätze sind sehr verschwommen. Man kann deswegen nicht klar die 14 Einheiten unterscheiden. — Eine gewisse Variabilität zeigt die »Auflösung« der Chromosomen insofern, als manchmal die Fortsatzbildung der Auflockerung und innerer Aufkörnelung vorausgeht, wie dies in Fig. 11, Taf. VI, zu sehen ist.

Die Ausbreitung der aufgelockerten Chromosomen im Kernraume

geschieht übrigens nicht immer in der gleichen Weise. Statt weniger dicker Fortsätze treten oft viele feine gekörnelte Verästelungen auf. Fig 12, Taf. VI, zeigt den optischen Querschnitt eines solchen Kernes. Die Konturen der Chromosomen sind schon sehr undeutlich, man kann kaum noch entscheiden, wo das eine Chromosom aufhört und das andre anfängt.

Das Resultat beider Arten von Ausbreitung der Chromosomen ist das gleiche, eine Dezentralisation und mehr oder weniger gleichmäßige Verteilung des Chromatins im Kernraume. Hierbei treten die fädigen Strukturen immer mehr in den Hintergrund, sie werden von den Körnchen nahezu ganz verdeckt. Zum Schluß lösen sich die Chromosomen vollständig in feinste Ketten von Körnchen auf, die den Kernraum ganz gleichmäßig durchsetzen, so daß jede Spur der einstigen Chromosomengrenzen verschwindet. Der Kern tritt in das entwicklungsgeschichtlich nicht mit Recht sogenannte Ruhestadium. Fig. 13—16, Taf. VI, die optische Querschnitte solcher Kerne darstellen, zeigen uns die verschiedenen Wandlungen dieses Stadiums. Ich muß hervorheben, daß in diesen Figuren nichts schematisiert ist, daß sie also den Wert photographischer Aufnahmen beanspruchen. Mit dem Zeichenapparat ist nämlich in das Bild jedes Körnchen, jedes Fädchen eingetragen worden.

Das Chromatin der Ruhekerne hat eine fädig-körnige Struktur, wie uns die Fig. 13 und 14 zeigen. Diese körnigen Fäden kommen aber nicht allen Methoden nach in gleicher Klarheit zur Darstellung. Die bisher zu solchen Studien am meisten angewandte Heidenhainsche Eisenhämatoxylinfärbung läßt uns, wie ich feststellen konnte, hier fast ganz im Stich; diese Methode bringt wohl die Körnchen zur Wahrnehmung, ferner einige gröbere Schollen und die Nucleolen. Nicht viel anders erscheinen auf den ersten Blick die Ergebnisse der Romanovsky-Giemsa-Färbung. Nach längerem Studium der nach dieser Methode behandelten Präparate jedoch entwirrt sich dem geübten Auge das Fadenwerk des Kernes. Der Grund, daß man die Fäden so schwer erkennen kann, ist der, daß einerseits die Körnchen dem fädigen Element gegenüber bedeutend im Übergewicht sind, daß anderseits die Fädchen dünn und nicht lichtbrechend sind und schließlich, daß sie nur auf sehr kurze Strecken im Gesichtsfeld bleiben, da sie sehr unregelmäßig verlaufen. Es ist klar, daß so dünne und zarte Gebilde bei der Heidenhainschen Methode schon zu einem Zeitpunkte beim Differentieren entfärbt werden, wo die Körnchen noch scharf hervortreten. Am besten kann man sich bei Giemsa-Präparaten von dem Vorhandensein der Fäden überzeugen, wenn man die Mikrometerschraube leicht hin und her bewegt; es zeigt sich dabei

sofort, daß die in verschiedenen Höhen liegenden Körnchen durch Fadenzüge in Verbindung stehen. Ob die Fäden zu netzartigen Bildungen verflochten sind, kann man nicht feststellen, da sie viel zu zart sind. Wahrscheinlich ist es aber, daß hier eine feine Gerüststruktur vorliegt.

Die Kerne dieser und der nächsten Stadien haben in Giemsa-Präparaten einen rötlichen Schimmer, mit Ausnahme ihrer peripheren körnchenarmen Partien. Die Erscheinung ist bloß optisch durch die dicke, rotgefärbte Chromatinschicht hervorgerufen.

Die beschriebene Kernstruktur dürfte übrigens dem Leser wohl kaum unbekannt sein. Es wird ja überall angegeben, daß im Ruhekern die Chromatinkörnchen über ein Netz, ein Gerüst verteilt sind. Dieses Gerüst bezeichnet man gewöhnlich als Linin. Es fragt sich nun, ob auch die hier beschriebenen Fädchen aus Linin bestehen. Ich glaube behaupten zu können, daß dies nicht zutrifft. — Bei der angegebenen Behandlung der Präparate färbt sich nämlich die Kerngrundsubstanz, also auch das Linin bläulich. Diese Farbe verschwindet aber im Zedernöl nach einigen Wochen spurlos. Im Schleifenbukettstadium z. B., wo, wie wir mit Sicherheit wissen, das ganze Chromatin in die Fadenchromosomen eingetreten ist, sehen wir die schleifenfreien Territorien des Kernes, die früher blau waren, ganz farblos. Wir können daher behaupten, daß das Linin hier nicht gefärbt ist. Dagegen sind die intergranulären Teile der Bukettschleifen blaß rotviolett gefärbt, wie unsere zarten Fadenwindungen im Ruhekern. Wir dürften nicht fehlgehen, wenn wir aus diesen Gründen behaupten, das alles, was bei unseren Präparaten im ruhenden Kern rotgefärbt ist, als Chromatin zu bezeichnen ist. Wir werden Belege dafür auch in der weiteren Entwicklung des Chromatins finden; wir werden sehen, daß sich die roten körnigen Fädchen in rote Fadenstrukturen umwandeln, aus denen später durch Einziehen der Fortsätze rotgefärbte Chromosomen entstehen.

Die Oozyten erreichen auf diesem Stadium die Größe ihrer Mutterzelle; auch für ihre Kerne trifft dies zu (vgl. Fig. 15 mit Fig. 2 und 3, Taf. I). Doch erreichen sie manchmal schon größere Dimensionen. Besonders der Kern ist oft auf diesem Stadium schon größer, als ein ausgewachsener Oogoniumkern. Ganz genaues läßt sich bei meinem Objekte nicht aussagen, weil in der Zellgröße gleicher Stadien große Schwankungen existieren. — In der Kernentwicklung können wir darin einen Fortschritt verzeichnen, daß manchmal auch die wenigen Schollen, die in der Fig. 13 enthalten sind, zerteilt und zerkleinert werden. Fig. 13 und 14 zeigen uns den Höhepunkt der Kerngerüstbildung.

b. Die Lage des Kernes in den jungen Oocyten.

Wir haben gesehen, daß in der Telophase der letzten oogonialen Teilung die Chromosomen ganz eng an die Zelloberfläche rücken. Auch der Kern der jungen Oocyten wird hier an der von den Spindelenden bezeichneten Stelle rekonstruiert. Der Kern behält diese Lage auch für spätere Zeiten und der überwiegende Protoplasmateil wird gegen die Äquatorialplatte gelagert.

So sind die jungen Oocyten heteropolare Gebilde, deren Hauptachse mit der Spindelachse der vorangehenden Zellteilung zusammenfällt.

c. Die frühesten Prophasen der Schleifenbildung in den Oocyten; die Zahl der Spiremschleifen.

Gewöhnlich erreicht eine Zelle, wenn ihr Kern auf das Dimensionsmaximum der betreffenden Zellart gewachsen ist, ihre Maximalgröße, und sodann folgt eine Teilung. Bei den Oocyten steht es aber anders; wenn sie so groß wie das Mutterovogonium geworden sind, stehen sie noch immer in den jüngsten Phasen ihrer Entwicklung. Ihre Dimensionen müssen bis zur nächsten Teilung bei den meisten Tierarten auf das Vielhundertfache vergrößert werden und dabei beträgt ihr Leben noch Wochen, Monate, bei vielen Säugetieren sogar Dezennien. Und trotzdem erfahren wir das Merkwürdige, daß der Kern der jungen Oocyten nach dem oben geschilderten Ruhezustand Erscheinungen aufweist, die wir sonst als Vorbereitung zu einer mitotischen Teilung erkennen. Der Reihe nach ist die nächste Aufgabe der Oocyten nicht eine Teilung, sondern die Erledigung einer Konjugation ihrer Chromosomen. Selbstverständlich muß dazu die Zelle ihr Chromatin in Form von konstanten Gebilden zur Verfügung haben. Das Zustandekommen der Chromosomen zum Zwecke einer Konjugation geschieht auf dieselbe Weise wie die Entwicklung der Teilungschromosomen. Daher sehen wir in den jungen Oocyten solche Erscheinungen, die sonst von den Teilungsvorbereitungen her bekannt sind: nämlich die Bildung eines Knäuelstadiums. Die Wissenschaft bezeichnet diese Phase als die früheste Prophase der Gonozytenteilung. Wir werden aber sehen, daß in den nächsten Prozessen nicht die von der Teilung her bekannten gewöhnlichen, sondern besonders strukturierten und bloß bei der Konjugation bekannten Chromosomen gebildet werden, daher möchte ich die Knäuelbildung und die weiteren Umwandlungen als Prophase der Bildung der Konjugationschromosomen bezeichnen.

Die Veränderung des Ruhezustandes und darauf die Ausbildung der Spiremschleifen spielt sich gemäß den Fig. 15—18, Taf. I, folgendermaßen ab.

Das Chromatin fängt an, wieder in konstanten Gebilden zusammenzurücken. Dieser Prozeß tritt in folgenden Tatsachen zutage. Die Fig. 14, 15 und 16 zeigen klar, daß im Laufe der Veränderungen auf äquale Teile des Gesichtsfeldes immer weniger und weniger Chromatinzweige und Windungen fallen. Die körnige Struktur verliert dabei immer mehr und mehr an Übergewicht, dagegen treten die Fäden immer schärfer zutage. Vor allem verschwinden aus dem Gesichtsfelde die dünnen Fädchen, die übrig bleibenden bleiben dafür immer dicker. Man ist, glaube ich, vollständig zu der Annahme berechtigt, daß die in eine außerordentlich feine Fadenstruktur aufgegangenen Chromosomen ihre Endzweige langsam einziehen, und dadurch die Zweige an Zahl spärlicher werden, die Sammelfädchen klarer und zugleich dicker hervortreten. Dieser Ablauf der Erscheinungen zeigt uns klar, daß das Chromatin nicht »zusammenmanövriert« wird, sondern daß bloß die vorher schon gebildeten Zweige eingezogen werden. Der Kern verliert dadurch immer mehr und mehr an rotem Ton.

In den angegebenen drei Figuren habe ich überall Stellen ausgewählt, wo der Vorgang klar zutage tritt. Die Fig. 17 zeigt, daß beim Zusammenkommen des Chromatins dort, wo sich mehrere Zweige treffen, eine schollige Anhäufung entsteht. Die Verteilung dieser scholligen Inseln auf die zugehörigen Chromosomen zieht sich ziemlich in die Länge hinaus, weil man solche noch immer findet, wenn die Fadenchromosomen kaum mehr Seitenfortsätze haben. Diesen Gebilden kann ich aber keine Wichtigkeit zuschreiben, weil sie auch artifiziell entstehen können.

Es ist nun äußerst interessant, so eine Zelle, der die Fig. 15 und 16 zugehören, unter dem Mikroskope zu studieren. Man kann oft einen mit Seitenzweigen besetzten »Stamm« auf lange Strecke verfolgen. Er wird stellenweise plötzlich so dünn, wie die Seitenzweige, um wieder in dickere Partien überzugehen. Ich glaube, in solchen Zweigen dürfen wir werdende Schleifenchromosomen erblicken. Eine solche Zweigpartie zeigt die Fig. 18, die aus der Fig. 16 als Fortsetzung der mit × bezeichneten Stelle abgebildet ist.

Es ist auch interessant, die Fig. 18 mit der oben stehenden Fig. 11 zu vergleichen, um zu erfahren, wie ähnlich die Chromosomen im Begriffe der Bildung und »Auflösung« sind.

Der geschilderte Prozeß führt den Kern langsam in ein Knäuelstadium über — wenn wir diesen Ausdruck dort überhaupt verwenden können, wo wir nicht einen kontinuierlichen Faden, sondern die Chromosomen in einer langen Schleifenform vermutlicherweise in der Normalzahl vor uns haben.

Man kann als erste Spur der separaten Chromosomenschleifen einige dickere nur mit wenigen Seitenästen besetzte Gebilde ansehen, die an ihren beiden Endpartien frei endigen. Sie gleichen den in den Oogonien beobachteten Gebilden (Fig. 1), zeichnen sich vor diesen jedoch durch größere Länge aus. Man bemerkt dabei, daß die Nucleolen Ausgangspunkte einer oder zweier Schleifen sind (Fig. 15, 16, Taf. VI und 19, Taf. VII). Das merkwürdige ist, daß die Nucleolen einigen in Bildung begriffenen Schleifen nicht nur topographisch eine Basis bieten, sondern sie bezeichnen zugleich jenes Ende der Schleife, das in der Ausbildung vorauseilt, oder von dem aus vielleicht die Ausbildung über dem ganzen Faden fortschreitet. Man darf dabei jedoch nicht annehmen, daß die Fadenausbildung auf einer vom Nucleolus ausgehenden physiologischen Wirkung beruht, denn es gibt Fäden genug, die mit einem Nucleolus in keiner Berührung stehen. Um in dieses Verhältnis der Nucleolen und Chromosomen einen richtigen Einblick erhalten zu können, will ich hier ausdrücklich auf die oben mitgeteilte Feststellung hinweisen, daß im jungen Kern von den vielen Chromosomen nur einige mit Nucleolus in Beziehung stehen. Sie blieben mit ihm, solange man sie als solche unterscheiden konnte, immer in Berührung. Wenn wir nun sehen, daß ein Chromosom an einem Nucleolus sitzend in einen verästelten Zustand übergeht und später wieder an einem Nucleolus sitzend erscheint, wenn wir weiterhin im Kernruhestadium beobachten, daß der Nucleolus nicht in die Fadenstruktur eingeschaltet ist, sondern immer nur mit einigen Zweigen in Berührung steht, so glaube ich, berechtigen uns diese Befunde zu der Annahme, daß die neuen Schleifenenden den alten Chromosomenenden entsprechend entstehen, daß sogar jenes Chromatinmaterial, das die Enden der alten Chromosomen gebildet hatte, wieder zur Bildung der Enden der neuen Schleifen zusammentritt. Ich glaube weiterhin, daß das morphologisch von den andern nicht unterscheidbare dünne Fädchen, das in dem Ruhekern noch an dem Nucleolus anhängt (Fig. 13, 14) unter den unzähligen Fadenenden eines in Zweigen aufgegangenen Chromosoms als das wirkliche Ende desselben zu bezeichnen ist. — Ein Zusammenhang der Chromosomen mit Nucleolen ist übrigens in der Literatur schon oft beschrieben worden, wie wir das noch im Laufe dieser Arbeit, besonders aber in den folgenden zwei Studien (III und IV) sehen werden.

Das ausgebildete Knäuelstadium sieht ungefähr so aus, wie es Fig. 19, Taf. VII, zeigt, mit dem Unterschiede, daß die Schleifenenden in dem ganzen Kernraum zerstreut sind. Sie sind in der Fig. 19 mit × bezeichnet. Die erste wichtige Feststellung in diesem Stadium besteht darin, daß der Knäuel aus separaten Schleifen besteht. Sie haben eine rauhe Oberfläche.

Härchen aber fehlen: die Schleifen sind infolge dessen untereinander nicht verbunden. Wenn sie an manchen Stellen in einen Knoten oder in eine dickere Scholle zusammenlaufen, glaube ich, daß man diese einfach als Berührungsstellen der Schleifen auffassen kann, an denen sie bei der Konservierung zusammengeklebt worden sind.

Das weitere Charakteristikum der Schleifen ist die außerordentliche Länge, wodurch sie sich von oogonialen Knäuelschleifen scharf unterscheiden. Außerdem zeigt sich, daß die Vorbereitungen zu der später einrückenden Konjugation schon bei der Rekonstruktion der Fadenchromosomen, wenn nicht schon in der Kernruhe gemacht worden sind. Während nämlich in den Oogonien das Einrücken des Chromatins in die Knäuelschleifen zu kurzen, dicken und kompakten Gebilden führte, werden die Oozytenschleifen nach dem Einziehen der letzten Zweige nicht dicker, sondern immer länger und bleiben dabei weich ohne scharfe Konturen und gekörnelt. Vielleicht hat auch das Chromatin der einzelnen Schleifen proportional zugenommen.

Man hat sich vorzustellen, daß diese langen Schleifen nicht separat jede für sich, wie etwa ein Stäbchen- oder Hakenchromosom, ein Gebiet des Kernes beherrscht, sondern daß sie durch die Verlängerung zugleich durcheinander gewunden werden. Einem solchen Zustande könnten die Schleifen nur in dem Falle entgehen, wenn jede für sich auf einem engen Gebiet einen Knäuel bildete. Sie sind aber schon deshalb zu einem Durcheinander und einem ungeraden Verlauf gezwungen, weil sie länger sind als der Kerndurchmesser. Immerhin aber könnten sie regelmäßige Windungen annehmen, und wenn sie es nicht tun, wenn sie vielmehr (vgl. Fig. 19) einen stark geknickten, gekrümmten, geschlängelten und regellosen Verlauf zeigen, so müssen wir das als ein von den Raumverhältnissen unabhängiges Merkmal, ein inneres Charakteristikum bezeichnen. Bei solchen Eigenschaften der sich neubildenden Schleifen müssen in den ursprünglichen Lageverhältnissen der Chromosomen, wie sie vor der Kernrekonstruktion bestanden hatten, große Verschiebungen eingetreten sein. Es sind Fälle zu erwarten, wo ursprünglich nur benachbarte Schleifen ineinander gehängt werden, sich umwinden, umschlingen usw. Spätere, gut analysierbare Stadien mit leicht verfolgbaren Schleifen werden uns zeigen, daß diese Annahme berechtigt ist.

Was die Struktur der Knäuelschleifen anbelangt, so können wir nur erwähnen, daß hier der Fadenzustand über den gekörnelten überwiegt und dadurch der Eindruck einer undeutlichen Körnelung entsteht. Es sind weiterhin in der Dicke der Fäden kleine Schwankungen zu vermerken.

Spuren einer Spaltung oder Längslichtung sind nicht nachzuweisen. Es lassen sich, wenn auch mit Mühe, in meinen Präparaten dieses Stadiums Kerne auffinden, in denen nach eingehender Untersuchung die Anzahl der Schleifen genau feststellbar wäre. Es liegt aber kein Grund vor, uns mit dieser mühseligen Aufgabe hier zu befassen. In dem folgenden Stadium der Zelle ist dies viel leichter ausführbar, und wir werden uns dort im Interesse der Abhandlung mit solchen Zählungen unerläßlich beschäftigen. Infolgedessen habe ich hier das zeitraubende Unternehmen unterlassen, und mich so weit bemüht, bis ich in einigen Kernen gegen 20 Schleifenenden auffinden konnte. Diese Zahl ist ein genügender Beweis dafür, daß die Chromosomen keinesfalls in haploider Zahl (7) vorhanden sein können.

d. Wie die Schleifenbukettfigur sich entwickelt?

Die Literatur kennt dieses sehr charakteristische Stadium als das Bukett. Diese Bezeichnung entspricht aber nicht ganz der Wahrheit, weil in einem Bukett die einzelnen Fäden nur an ihrem einen Ende zusammengehalten sind, und mit dem anderen an der Bukettoberfläche distal freistehen. In unserem Falle sind aber die U- oder bügelförmigen Fadenchromosomen an ihren beiden Enden an der Basis des Strauches zusammengerafft, und auf die Peripherie des Buketts entfallen die Umbiegungsstellen der Schenkel. Solche Sträuche verfertigt man aber aus Bändern, wo die Elemente des Buketts einzelne Schleifenschlingen sind. Daher finde ich es am zweckmäßigsten, dieses Stadium als Schleifenstrauch oder Schleifenbukett oder — weil in vielen Fällen auch eine Kokarde nichts anderes als ein Schleifenbukett ist — als Kokardestadium zu bezeichnen.

Über die Entwicklung des Schleifenbuketts ist in der Literatur kaum etwas berichtet worden. Die Klarheit meiner Präparate hat es mir gestattet, in diesen Vorgang Einsicht zu erhalten.

Wir haben gesehen, daß in den Oocyten außerordentlich lange Schleifenchromosomen auftreten. Wir werden weiter unten ausführen, daß dies im Interesse der Konjugation geschieht, da durch die große Oberfläche zugleich eine möglichst große Berührungsfläche unter den Konjuganten entsteht. Anderseits bereitet diese Länge der Schleifen dem Vorgang der Konjugation selbst wieder Hindernisse, indem sie, wie wir oben sahen, gelegentlich eine wirre Verknäuelung der Konjuganten herbeiführen und weiterhin die Enden der Schleifen weit auseinander getrieben werden. Es ist die Frage, wie diese Schwierigkeiten überwunden und die Fadenchromosomen zur Konjugation geordnet werden können.

Um diese Aufgabe auszuführen, tritt der Zentralapparat der Zelle in Tätigkeit. Beweise für diese Auffassung, die wir Buchner verdanken, will ich hier nicht bringen. Ich gedenke darauf in einem kurzen Aufsatz zurück zu kommen. Ich erwähne bloß soviel, daß die Schleifen gegen die größte Protoplasmamasse, wo sich auch das Zentriol befindet, gerichtet werden. Näheres darüber siehe in meiner Arbeit 1913, S. 67, 68.

Das Einordnen der Chromosomen in einen Schleifenstrauch ist ein gerichteter Lebensvorgang im engeren Sinne des Wortes. Das richtende Zentrum ist — wie gesagt — das Zentrosom. So nennen wir das enge Feld der Kernoberfläche, das dem Centrosom benachbart ist, und das durch die Chromosomenenden besetzt wird. Polfeld. In dem Schleifenbukettstadium ist also auch der Kern ein heteropoles Organ, dessen Hauptachse mit dem der Zelle zusammenfällt.

Die Orientierung der Schleifen geschieht in zwei Etappen. Zuerst suchen nur die beiden Enden der Schleifen die Umgebung des Orientierungspols auf; die Schleife behält dabei unverändert ihren unregelmäßigen geschlängelten Verlauf. Erst wenn die Schleifenenden in die Nähe ihres Bestimmungsortes gelangt sind, zeigen die Schleifenschenkel eine Neigung zur Orientierung, indem sie sich möglichst gerade in die Richtung der orientierenden Kraft einstellen. Somit sind die Orientierung der Schleifenenden — ihre Versammlung am Orientierungspol — und die Orientierung der Schleifenschenkel zwei voneinander unabhängige Geschehnisse. Zu einem Beweis dieses Satzes bin ich unerwartet gelangt: Ich habe nämlich zur Feststellung der Anzahl der Schleifenenden in den oben beschriebenen Knäuelstadien diese mit dem Zeichenapparat an einem Bild markiert. Dabei ist mir aufgefallen, daß die Enden in dem einen Kern (Fig. 19) hauptsächlich in jene Kernhälfte fielen, welche gegen den Orientierungspol liegt, und gleichzeitig die Schleifen selbst sich in einem bereits etwas vorgerückteren Stadium befanden, indem sie verhältnismäßig weniger geschlängelt waren. Bei andren untersuchten Kernen dagegen waren die Enden der Schleifen ziemlich gleichmäßig an der ganzen Kernoberfläche verteilt, und in diesen Fällen waren auch die Schleifen weniger weit entwickelt. Die Feststellung der Schleifenenden wird in allen Fällen dadurch erleichtert, daß sie während dieses Orientierungsprozesses knopfartig angeschwollen sind.

Die Art und Weise, wie die Schleifenenden nach der Polgegend hin gezogen werden, ist aus ihrer Lage, glaube ich, leicht erklärlich. Es ist auffallend, daß mit wenigen Ausnahmen die meisten Schleifenenden der Kernmembran entweder direkt anhaften oder sie wenigstens beinahe berühren. Die Fig. 20, Taf. VIII, zeigt dieses interessante Verhältnis. Hier

müssen wir die hochliegenden dunklen Enden an den oberen Teil, die blassen an den unteren Teil der Kernmembran angeheftet denken. Der Klarheit des Bildes wegen sind in diese Figur nur die Endpartien der Schleifen eingetragen und außerdem sind die Enden selbst mit + bezeichnet. Nur das zu den Enden 23—24 gehörige Schleifenchromosom ist ganz eingezeichnet und gibt uns damit ein Bild von dem Aussehen eines Chromosoms in diesem Stadium. Ich habe in diesem Kern mit Sicherheit 25 Enden aufgefunden und die vermutete Lage der übrigen drei verdeckten Enden nicht mit ausgezeichneten Endstücken, sondern nur mit runden Querschnitten und + bezeichnet. Unter den 25 genau beobachteten Enden waren 23 an die Kernmembran angerückt, eines haftete an dem Nucleol, und nur eines lag entfernt von der Kernmembran. Zum gleichen Resultat gelangt auch eine Analyse der schon erwähnten Fig. 19. Auch hier sind die Enden, wie das auch aus der Figur gut zu ersehen ist, an die Kernmembran angerückt.

Diese Beobachtungen zeigen uns, daß die Chromosomenenden zuerst an die Kernmembran gezogen werden und erst dann an der Kernmembran weitergleiten; denn man kann die beschriebene Nachbarschaft der Fadenenden zur Kernmembran nicht als zufällig und bedeutungslos betrachten. Ich kann die wenigen von der Kernmembran entfernt aufgefundenen Fadenenden nicht als Gegenbeweis für meine Auffassung gelten lassen; vielmehr werden dies solche Schleifenenden sein, deren Enden erst an die Kernmembran zu rücken im Begriffe sind.

Die zweite Etappe der Orientierung, die Ausstreckung der Schleifenschenkel dem Orientierungspol gegenüber, habe ich anfänglich mir so gedacht, daß sie Hand in Hand mit dem Ankommen der Enden am Polfeld geschieht, daß also die Schleifen während der Wanderung zum Pol sich langsam in eine Hufeisen- oder Bügelform ausstrecken. Wenn dem so wäre, müßte diese langsame Streckung besonders an solchen Chromosomen bemerkbar werden, welche zuerst vollständig auf der Gegenpolseite liegen, wie etwa das in der Fig. 20, Taf. VII, ausgezeichnete Fadenchromosom 23—24. Man müßte von solchen Chromosomen erwarten, daß die mittleren Teile der Schleife hinter den vorauswandernden Enden hergezogen werden und durch die Reibung mit der Kernflüssigkeit in die Länge gezogen würden. Anderseits müßten solche Fadenchromosomen, die zufällig von Anfang an dem Polfeld dicht anliegen, deren Enden also keine oder nur geringe Bewegungen zu machen hätten, keinen gestreckten Verlauf haben. Dies trifft aber nicht zu, und damit ist schon gezeigt, daß die zweite Etappe der Orientierung nicht auf einer Streckung durch Nachschleppen beruhen kann. Einen Beweis dagegen liefern auch solche Kerne,

wo sämtliche Enden an dem Polfeld sind, über eine geradegestreckte Orientierung der Schleifenschenkel (wie auch in den Fig. 19, 20 nicht) noch aber keine Rede ist.

Die Fig. 21, Taf. VII, zeigt uns klar, daß die richtende Kraft ganz plötzlich von außen eindrängt, und eine möglichst gerade Einstellung der Schleifen hervorbringt. Diese Kraft wirkt zuerst auf die am nächsten liegenden Endstücke, und zwingt von da weiter wirkend immer weitere Schleifen zu einer orientierten Aufstellung. An der Figur sieht man gut, an welcher Strecke die Schenkel dieser Wirkung nachgegeben haben, und von wo ab sie noch immer so geschlängelt sind, wie sie früher in ihrer ganzen Ausdehnung waren. Leider geht die Richtung, in der die Kraft wirkt, nicht parallel, sondern schief zur optischen Ebene. Außerdem ist mir das Präparat erst spät zu Gesicht gekommen, so daß ich es nicht so genau wie andere Figuren zeichnen konnte. In der Hauptsache ist aber die Figur doch als Beleg benützbar, weil die Lage, Anzahl und Verlauf der Schleifen, soweit sie schon gestreckt sind, genau angegeben ist. Auch die Form der weiteren Windungen ist ganz genau wiedergegeben. Nur die Höhenunterschiede — die mühsamste und am meisten zeitraubende — habe ich frei, die Wahrheit doch möglichst nachahmend, gezeichnet.

Ich will noch bemerken, daß nicht sämtliche Schleifen bereit oder dazu reif sind, den Orientierungskräften nachzugeben. Vor allem sind manche Fadenchromosomen zur Zeit der Streckung andrer noch nicht einmal am Pol angekommen. Ich kann einen solchen besonders extremen Fall aus einem andren Kern erwähnen, wo alle Schleifenchromosomen beinahe in ihrer ganzen Länge schon gestreckt waren, also eine richtige Bukettfigur gebildet war, ein Chromosom aber im Zusammenhang mit einem Nucleolus an der Gegenpolseite noch quer auf die Orientierungsrichtung lag. Dieses hat also noch keinerlei Orientierung erfahren; wobei freilich die Lage auf der Gegenpolseite nicht zu vergessen ist, die für eine Wirkung der orientierenden Kräfte besonders ungünstig war.

In der Orientierung nimmt auch der Nucleolus oder, wenn noch keine Verschmelzung stattgefunden hat, nehmen auch alle Nucleolen teil. Es ist eine schwere Frage, ob sie sich wie die Chromosomen aktiv orientieren oder ob sie nur passiv vermittels der Schleifenenden, an die sie angeheftet sind, auf den Pol hingeschleppt werden. Wir können in gewissen Fällen an ihnen die Wirkung einer richtenden Kraft tatsächlich feststellen. Sie sind nämlich gegen den Orientierungspol manchmal zu einem Zipfel ausgezogen oder wenigstens eine Eiform bildend mit dem spitzen Ende gegen den Pol gerichtet. Es wäre daraus auf eine eigene selbständige Orientierung zu schließen. Anderseits kann man aber feststellen, daß ein Nucle-

olus, wenn er zusammen mit dem Chromosomenschenkel, an dem er haftet, während der Konjugation vom Pol abrückt (vgl. Fig. 44 *a* und *b*, Taf. X), seine Eiform verliert, und kugelig wird. Hier also fehlt eine orientierende Kraft. Außerdem sind auch die Fälle von Nucleolen anzuführen, die, obgleich im Polfeld gelegen, doch quer zur orientierenden Kraft liegen. — Ich ziehe aus diesen Umständen folgenden Schluß: Der Nucleolus wird auf den Orientierungspol vermittels des Fadenendes, mit dem er zusammengeheftet ist, hingeschleppt und erkläre die Ei- oder zipfelartig ausgezogene Form hier als ein Anpassen an die engen, durch die Fadenenden sehr in Anspruch genommenen Raumverhältnisse. Wenn die Orientierungskraft den Nucleolen allein länglich machte, so müßte ein von dem Polfeld abgetretener Nucleolus noch immer gegen den Pol verlängert sein. Und es müßte ein im Polfeld liegender Nucleolus stets in der Orientierungsrichtung verlängert sein.

e. Das Schleifenbukettstadium.

Ich bezeichne mit v. Kemnitz die Bukettstellung der Chromosomenschleifen als ein charakteristisches Merkmal der Oo- und Spermatozyten. Wir können den Entwicklungsweg dieser Figur kurz folgendermaßen zusammenfassen: Wir haben gesehen, daß die Fadenchromosomen in den *Dendrocoelum*-Oozyten sich in ziemlich frühen Stadien herausdifferenzieren. Darauf entwickelt sich ein Knäuelstadium, wo aber keine Rede von einem kontinuierlichen Faden sein kann. Die Zählungen der Schleifenenden haben vielmehr höchstwahrscheinlich gemacht, daß die Schleifenzahl der normalen diploiden Chromosomenzahl entspricht. Wir haben weiter festgestellt, wie die Enden der Schleifen der Kernmembran entlang gegen einen Pol gerückt sind, und verfolgt, wie sie darauf unter der Wirkung einer außerhalb des Kernes gelegenen Kraft sich in die Länge gestreckt haben. Durch den ersteren Bewegungsprozeß wird die Bildung des Schleifenbuketts eingeleitet, durch den zweiten aber erst eigentlich ausgeführt.

Die Fadenchromosomen des Schleifenbuketts oder kurz gesagt: die Bukettschleifen haben eine Hufeisen- oder Bügelform, weil beide Enden jeder Schleife am Pol des Buketts nahe beisammen liegen und beide Schenkel parallel orientiert sind. In manchen Fällen werden allerdings diese Formen nicht regelmäßig innegehalten, schon deshalb nicht, weil die Länge des Bügels den Kerndurchmesser übertrifft und außerdem manche der alten Windungen des Knäuelstadiums beibehalten werden müssen, weil die eventuellen gegenseitigen Verschlingungen der verschiedenen Schleifen nicht gelöst werden können. Wenn wir also in unseren

Bukettfiguren nicht immer die schöne, schematische Anordnung der Schleifen finden, so müssen wir dafür die erwähnten Umstände verantwortlich machen.

Im Bukett unterscheidet man eine leptotäne, eine diplotäne (oder eusyndetische nach mir) und zwischen diesen beiden eine kinetische Phase. Diese letztere besteht in der Durchführung der Konjugation, die eigentlich allein richtig als »Syndesis« bezeichnet werden dürfte.

f. Das leptotäne Schleifenbukett.
(Zahl, Länge und gegenseitige Lage der Fadenchromosomen).

Die Fig. 22*a* und 23*a*, Taf. VII, mögen beweisen, welch ein günstiges Objekt das *Dendrocoelum* zur Untersuchung dieser Phase und der mit ihr zusammenhängenden Fragen ist. Ich habe sogar noch klarere Bilder dieses Stadiums gefunden, wo alle 28 Schleifenschenkel beinahe auf einen Punkt zusammenlaufen. Solche eng gefaßte Schleifenbuketts sind jedoch in Zeichnungen schwerer wiederzugeben, weil sich die Fäden gegenseitig decken; die hier abgebildeten haben den Vorteil, daß sie auch in der Projektionszeichnung gut durchsichtig sind, weil eine Übereinanderlagerung der Schenkel nur an wenigen Stellen entsteht.

Die Vorteile meines Objektes für das Studium der Chromosomenkonjugation habe ich schon in meiner früheren Arbeit (1913 S. 72 und 75) hervorgehoben: die normale diploide Zahl der Chromosomen — 14 — ist verhältnismäßig gering; ferner ist eine Synapsis oder Synicesis (Zusammenballung der Chromosomen) nicht vorhanden; die Fadenchromosomen bleiben locker gelagert; das wichtigste ist aber, was ich jetzt nach besserer Kenntnis der Literatur besonders betone, daß die Zahl der Chromosomen schon vor der Konjugation genau feststellbar ist.

Diese natürlichen Vorteile des Objekts lassen sich auch technisch gut ausnützen. — Ich habe früher (1913) als Beweis dafür, daß wir in einem Präparat die natürlichen Zustände im Kern wirklich erhalten sehen — schon die tadellose Fixierung der Kerngrundsubstanz angeführt und halte dies auch heute aufrecht. Die gute Fixierung des Kernplasmas ist nun nach meiner Erfahrung beinahe bei jedem Fixierungsmittel dadurch zu erreichen, daß man das Objekt zuerst 15—30 Sekunden in Osmiumdämpfen räuchert und dann in die gewünschte Flüssigkeit einlegt. Das kurze Einwirken des Osmiums genügt, um morphologisch und topographisch alles soweit zu fixieren, daß die weitere Konservierungsflüssigkeit, deren Wirkung nur im Interesse gewisser Färbungen nötig ist, nichts an der Struktur verändert. Die Färbbarkeit des Objekts wird durch kurze Osmiumeinwirkung kaum wahrnehmbar vermindert. Natürlich

kann eine solche Doppelfixierung nur an Zupfpräparaten ausgeführt werden.

Die Färbung bietet, wenn man an den Zupfpräparaten klare und trotzdem stark tingierte Bilder bekommen will, beträchtliche Schwierigkeiten. Das Eisenhämatoxylin habe ich hier ebensowenig benützen können wie bei den Ruhekernstudien. Es gibt zwar in glücklichen Fällen sehr schöne Bilder, die Färbung ist aber zu undurchsichtig, um die Fäden dort, wo mehrere übereinander gelagert sind, noch klar hervortreten zu lassen, und wenn man die gewünschte Durchsichtigkeit durch stärkeres Differenzieren erreichen will, werden wiederum die Fäden zu blaß. Das beste Ergebnis gibt die Giemsa-Färbung nach starkem Flemming (mit normalem Eisessiggehalt), wenn man das Präparat vorher einer Ammoniummolybdatbehandlung unterzieht (Fig. 28, Taf. VIII). Leider habe ich von dieser Färbung sozusagen keinen Nutzen ziehen können, weil ich erst spät zu ihr gelangt bin. Wunderschöne leptotäne Figuren bekommt man mit der Giemsa-Färbung nach Osmiumdampf-Sublimatfixierung; es wirkt aber die dabei scharf hervortretende Körnelung bei der Verfolgung der Fäden sehr störend. Sehr gute Bilder habe ich mit der Bendaschen Mitochondrenmethode bekommen (Fixierung 12 Stunden, Differenzieren von 19 Sekunden bis 4 Minuten; Fig. 23*a*, Taf. VII, und Fig. 35, Taf. IX). Nach Toluidinblau habe ich in der Weise wie unter Titel »Methode« angegeben ist, die Fig. 22*a*, Taf. VII, 28 und 31, Taf. IX, bekommen. Auch Thionin und Gentianaviolett sind manchmal brauchbar.

fa. Das leptotäne Bukett als ein besonderer Abschnitt der Oocytenentwicklung. Zur Begründung dieses Satzes sei folgendes vorgebracht. Aus unseren Feststellungen geht hervor, daß die Chromosomen des Schleifenbuketts in ihrer Orientierung sich genau so aufstellen, wie sie in der vorherigen oogonialen Teilung in der Telophase gestanden sind, daß sie also mit ihren Enden gegen die frühere Teilungsebene sehen. Das würde aber an sich heißen, daß die Schleifenbukettfigur nichts neues ist, weil C. Rabl an Mitosen der Salamanderlarvenhaut schon 1885 feststellte, daß sowohl in dem Knäuel des Mutterkernes wie in dem der Tochterkerne eine ähnliche und identische Lagerung der Chromosomen auftritt. Nach Rabl schauen nämlich hier auch die Enden der hufeisenförmigen Knäuelfäden gegen eine bestimmte Seite (Gegenpolseite) des Kernes hin, und die Umbiegungsstellen berühren auf der andren Seite ein freies sogenanntes Polfeld. In dem Schleifenbukett bezeichnen wir heute gerade umgekehrt die Pole. Die identische Lagerung der Chromosomen in der Telophase der Tochterkerne und in der darauffolgenden frühesten Prophase des Mutterkernes kommt nach Rabl daher, daß die Chromosomen

ihre Lage während der Kernruheperiode nicht verändern und nach dem Ruhestadium sich die Chromatinteilchen wieder in den von jedem Chromosom zurückbleibenden »primären Kernfäden« vereinigen. Diese identische Lagerung der Chromosomen am Ende und Anfange der Teilung hat man seither auch in anderen Tieren und Pflanzen nachgewiesen und man nennt die Erscheinung die Rablsche Orientierung. Wenn außerdem ein Kern mit einer solchen orientierten Struktur seine Lage während der Kernruhe auch gegen die Zellachsen nicht verändert, dann werden die Chromosomen vor der nächsten Teilung auch bezüglich der ganzen Zelle in ihrer alten Lage, also mit ihren Enden gegen die frühere Teilungsebene gerichtet aufgestellt: sie werden sich also in einer Lage befinden wie unsre Bukettschleifen.

Wir sehen also, daß, solange es sich um einen Vergleich der identischen Bilder handelt, die Schleifenbukettstellung unsrer Chromosomen als ein Fall der Rablschen Orientierung und nicht als ein spezielles Charakteristikum der Oo- und Spermatozyten aufzufassen ist. Die Sache steht aber sofort anders, wenn wir die Entwicklung der zwei Bilder verfolgen. Die Orientierung der Chromosomen an den von Rabl untersuchten Fällen ist nichts andres als ein Wiedererscheinen eines schon gewesenen und während der Kernruhe nur verwischten aber nicht veränderten Zustandes; unser Kokardezustand entsteht aber — wie wir gesehen haben — durch einen besonderen Entwicklungsgang.

Wichtig ist weiterhin bei der Beurteilung unsres Knäuelbuketts in Betracht zu ziehen, daß die Knäuelfäden der nacheinander folgenden Teilungen vollständig gleich sind: in dem Schleifenbukett stehen aber bezüglich der Struktur und Länge wesentlich andre Gebilde vor uns. Wir dürfen dabei auch das nicht außer Acht lassen, daß die Chromosomen in dem gewöhnlichen Knäuel auftreten, um gleich geteilt werden zu können: die des Schleifenbuketts im Gegenteil, um paarweise vereinigt zu werden.

Damit wir eine Entwicklungsphase unterscheiden können, müssen wir auch eine gewisse Zeitdauer, in der sich der Prozeß abspielt, nachweisen. Auch diese Bedingung ist erfüllt. In diesem Zustande muß nämlich auch eine gewisse Reifung der Chromosomen eintreten, denn die Möglichkeit der Konjugation an und für sich, das heißt des Aufeinandertreffens, wäre den Chromosomen schon früh gegeben, sobald ihre Enden in der Polgegend angekommen sind, oder zum mindesten dann, wenn die Schleifen sich gestreckt haben und an der Polgegend schon ungefähr so stehen, wie sie meine Fig. 9, Taf. IV, aus 1913 zeigt. Man findet aber in diesen Anfangsstadien des leptotänen Schleifenbuketts nie eine Konjugation. Man bekommt vielmehr aus jedem Ovarium junger Tiere viele Zellen in lepto-

tänem Schleifenstrauchzustand. — Auf eine längere Dauer dieses Stadiums deutet auch der Umstand hin, daß die Kerne darunter an Größe zunehmen, was sich leicht erkennen läßt, wenn wir die Kerne, in denen eine Konjugation zuerst auftritt, mit solchen, in denen die leptotäne Bukettfigur eben entstanden ist, vergleichen.

Nach diesen Beobachtungen und Überlegungen sind wir also berechtigt, von einer leptotänen Bukettphase zu sprechen und anzunehmen, daß die Chromosomen während des leptotänen Zustandes zur Konjugation heranreifen. Diese Auffassung wird auch durch weitere Befunde bezüglich der Konstitution der Fäden und der Entwicklung bestätigt.

fb. Die Orientierung. Während des leptotänen Schleifenbuketts wird die Orientierung noch weiter ausgeprägt. Sie ist in den ersten Stadien nie so stark durchgeführt, wie es die Konjugationsfiguren zeigen; die Fadenenden sind anfänglich an einem breiteren Felde zerstreut, sie sind zuerst einfach gegen die hier liegende größere Protoplasmamasse und nicht gegen einen einzigen Punkt hin orientiert (Fig. 22 *a*). Die Bukettfigur füllt noch immer den ganzen Kernraum aus und die Schleifen verlaufen, soweit die eventuellen gegenseitigen Verschränkungen es gestatten und wenn sie länger sind, nicht meridional, sondern in spiraliger Windung. Wird dann der Kern größer und die Schleifen etwas dünner und körnelig differenzierter, so füllen sie nicht mehr den ganzen Kernraum aus[1]). Ihre Enden werden dann immer enger und enger auf ein Polfeld zusammengezogen und ihre Schenkel verlaufen immer mehr in unregelmäßige nach einem außerhalb des Kernes liegenden Zentrum hin orientierte Radien. Unsre Fig. 22 *a* und 23 *a* zeigen nicht dieses vollendete Leptotän; besonders in der Fig. 22 *a* sehen wir ein früheres Stadium.

fc. Die Struktur der leptotänen Chromosomen. In meiner früheren Arbeit habe ich schon darüber berichtet, daß die leptotänen Fäden nicht homogen, sondern gekörnelt sind. Diese Körnchen können wir mit Eisen (1903) Chromiolen, oder mit andren Forschern Chromomeren nennen. Sie sind am besten mit der Giemsa-Färbung nach Osmiumdampf-Sublimatfixierung darstellbar. Auch Bendas Mitochondrenmethode mit Kristallviolett außerdem Gentianaviolett, Thionin, manch-

[1]) In meiner vorigen Arbeit (1913 S. 72) habe ich behauptet, daß die Schleifen am Ende des Leptotäns an Länge zunehmen. Heute traue ich mich nicht, ohne einschlägige Messungen gemacht zu haben, diese Behauptung zu wiederholen. Zumal ich oft erfahren habe, daß das Augenmaß täuscht, wenn man mehrfach gekrümmte, geschlängelte Fäden mit gestreckten vergleicht. Man unterschätzt die gekrümmten immer in ihrer Länge. Auf ein Längenwachstum könnten wir höchstens daraus schließen, daß die Schleifen während dieser Phase dünner werden und, wie es scheint, auch die Körnchen einen größeren Abstand voneinander nehmen.

mal auch Toluidinblau, ferner Eisenhämatoxylin und endlich Boraxkarmin nach Zenkerscher Flüssigkeit geben von ihnen gute Bilder.

Wenn man an den Fadenchromosomen verschiedener Stadien die Chromiolen gründlich studieren will, muß man entweder Zellen von verschiedenen Stadien in einem Gesichtsfeld vor sich haben oder, wenn man keine günstige Gruppe von Zellen findet, die Fäden genau zeichnen und an der Hand der Zeichnungen Vergleiche machen. Die Veränderungen an den Fäden sind nämlich so fein, daß man sie sonst nicht einmal wahrnehmen kann.

Im Knäuelstadium sind die Schleifen dicker und etwas stärker färbbar als im leptotänen Schleifenbukett. Auch die Körnchen haben noch nicht die starke Färbbarkeit, die sie im Bukettzustand so scharf hervortreten lassen. Daraus können wir schließen, daß die scharfe Körnelung der Bukettfäden durch Differenzierung aus dem undeutlichen im Knäuelstadium aufgetretenen Zustande sich entwickelt. Man kann die Spuren der Differenzierung auch noch in den jungen Bukettfiguren wahrnehmen, indem die eben erst orientierten Fäden noch immer die starke Färbbarkeit, Dicke und undeutliche Körnelung des vorhergehenden Stadiums aufweisen. Die Körnelung tritt dann langsam schärfer hervor. Zugleich werden die interchromiolaren Segmente der Fadenchromosomen dünner und weniger färbbar. Man kann in günstigen Fällen an einem und demselben Faden körnelig gut und weniger differentierte Teile unterscheiden. Erst wenn später bei zunehmender Kerngröße die Fäden gegenseitig einen lockeren Stand einnehmen und etwas dünner werden, tritt uns die Körnelung wohl ausgebildet entgegen. Man kann dann, wie besonders klar später in den diplotänen Chromosomen, in den leptotänen Bukettschleifen neben den durchschnittlich kleinen Körnchen auch verhältnismäßig größere wahrnehmen. Über die Lage dieser auffallenden Chromiolen innerhalb der einzelnen Fäden kann ich nichts Näheres berichten, weil ich meine ausführlichen Studien, in denen es sich in erster Linie darum handelte, die Fäden der Länge und Lage nach zu unterscheiden an, Präparaten ausführen mußte, wo mit Absicht die Körnelung nicht scharf herausgeholt, sondern möglichst strukturlose, einheitliche Fäden erzielt worden waren. Daß aber die verschiedenen Chromiolen schon in den leptotänen Bukettfäden einen bestimmten Platz einnehmen, dafür werden Befunde an den konjuganten Fäden, die wir später besprechen, Beweise bringen.

Nach der Erledigung der Struktur der univalenten leptotänen Fadenchromosomen, wenden wir uns zum Studium der wichtigsten Fragen, nämlich ihrer Zahl und ihrer gegenseitigen Länge- und Lageverhältnisse.

Nachdem wir wissen, daß die oogonialen Chromosomen paarweise gleich, die einzelnen Paare aber verschieden lang sind, wobei die längsten die kürzesten beinahe um das doppelte übertreffen, nachdem wir auch wissen, daß die gleich langen Chromosomen nicht nebeneinander liegen, wird es interessant sein nachzuprüfen, ob auch unter den leptotänen Fadenchromosomen Längenunterschiede existieren, ob die Paare noch oder vielmehr schon auch hier feststellbar sind. Es interessiert uns weiterhin, in welchem Lageverhältnis die homologen Chromosomen vor der Konjugation zueinander sind.

fd. Die Zahl der Bukettschleifen. Die wichtigste Feststellung, worüber man sich an der Hand der zwei Fig. 22 und 23 Rechenschaft geben muß, ist die Tatsache, daß in *Dendrocoelum* die leptotäne Bukettfigur der normalen diploiden Chromosomenzahl entsprechend aus 14 Fadenchromosomen gebildet ist. Wir haben also in diesen Schleifen univalente Chromosomen vor uns.

Um den Leser selbst an beiden Figuren die einzelnen Fadenchromosomen richtig verfolgen zu lassen, habe ich die einzelnen Fadenpaare in den Fig. 22 *c* und 23 *b* in Umrissen nochmals einzeln ausgezeichnet, wobei auch hier Länge, Ablauf und gegenseitige Lage der gleich langen Fadenpaare der Wirklichkeit entspricht. Die Einzelfäden stehen, gleich wie in der Hauptfigur, orientiert[1]); man wird sich also bei einer Vergleichung mit den Gesamtfiguren leicht zurecht finden. Zur weiteren Erklärung der Hauptfigur 22 *a* dient die Fig. 22 *b*, wo die tiefliegenden und in der Hauptfigur verdeckten Schleifen in schematischer Ausführung nochmals abgebildet sind. Außerdem sind Chromosomen der Fig. 22 *a* in Farben in der Fig. 24 (Taf. VIII) ausgeführt. Die Farbenschlüssel zeigen, welche Farben die römisch numerierten Chromosomenpaare der Fig. 22 *c* in der Fig. 24 bekamen. Die einzelnen Chromosomen sind übrigens auch ohne den Farbenschlüssel nach Lage und Ablauf leicht identifizierbar. Endlich ist in der Fig. 26 der reale Zustand des Kernes der Fig. 23 *a* schematisiert. Hier kann beim Identifizieren der einzelnen Fadenchromosomen der Farbenschlüssel von Nutzen sein.

fe. Die Länge der leptotänen Chromosomen. Auch diesbezüglich geben uns die Fig. 22 *c* und 23 *b* eine Aufklärung, indem in ihnen die Schleifenpaare der Kerne von Fig. 22 *a* und 23 *a* einzeln gezeichnet sind. Wir sehen, obgleich die Bilder nur die Ausdehnungen in einer Ebene wiedergeben, in der Länge der Fadenchromosomen der

[1]) Bemerk. b. d. Korrektur: Leider trifft das nicht für jeden Faden zu; man hat, ohne mich zu fragen, die Figuren an den Tafeln umgeordnet, so sind manche Widersprüche zwischen Text und Figurenanordnung entstanden. Siehe näheres in der Tafelerklärung.

Erwartung gemäß ganz beträchtliche Unterschiede vorhanden. Die längsten zeigen sich ungefähr doppelt so lang wie die kürzesten.

Genaue Messungen, die auch die Ausdehnungen in vertikaler Richtung berücksichtigen, ergaben mir folgende Resultate:

Fig. 22 *a*		Fig. 23 *a*		Fig. 4	Fig. 6
I.	1: 65	I.	1: 56	I.: 14	I.: 10,5
	2: 67		2: 57,5		
II.	1: 72	II.	1: 68	II.: 15,5	II.: 12,5
	2: 75		2: 70		
III.	1: 78	III.	1: 75 (?)	III.: 16	III.: 13
	2: 80		2: 80		
IV.	1: 87	IV.	1: 83	IV.: 20.6	IV.: 14
	2: 87		2: 85		
V.	1: 95	V.	1: 93	V.: 21.5	V.: 15
	2: 95		2: 94		
VI.	1: 102	VI.	1: 104,5	VI.: 25	VI.: 16
	2: 103		2: 105		17
VII.	1: 112	VII.	1: 109	VII.: 26	VII.: 19
	2: 116		2: 109		

Das Verfahren dieser Längenmessungen war dabei folgendes: Die in einer Gesichtsebene liegenden Schleifenpartien sind ohne weiteres an dem projektiven, mit dem Zeichenapparat genau verfolgten Bilde abzumessen. Die Messung der vertikal aufsteigenden oder absteigenden Partien habe ich auf Grund folgender Überlegung angeführt. Wir bekommen diesbezüglich mit dem Mikroskope zwei Wertangaben, deren Verhältnis an einem rechtwinkligen Dreieck (A, c, B, p) klar wird. Die eine ist die mit Zeichenapparat gezeichnete Projektion p der zu messenden Strecke c auf die Bildebene. Die andre ist die vertikale Entfernung der Punkte A und B, die wir in Mikren durch Drehen der feinen Mikrometerschraube feststellen können[1]), und die ich gemäß den Anweisungen der Enzyklopädie der mikroskopischen Technik (Bd. II S. 121 1910) korrigiert habe. Die korrigierte Ziffer habe ich mit der benützten Ver-

[1]) Man muß bei diesen Höhenmessungen mit der Mikrometerschraube sehr vorsichtig vorgehen und benutze immer frisches Immersionsöl, sonst klebt der Objektträger an der Linse und man bekommt beim Heben des Tubus falsche Zahlen. Wenn man den beweglichen Kreuztisch benutzt, wo das Präparat nicht mit Klammer zu befestigen ist, beschwere man den Objektträger mit Bleistücken. Man vermeide auch die gefensterten Objektträger Heidenhains, weil die dünnen Deckgläschen der Bewegung der Frontlinse nachgeben.

größerung multipliziert. Die wirkliche Länge des zu messenden Fadenteils erhalten wir durch Kombination des vertikalen Elementes mit der horizontalen Projektion des Fadens aus einer Reihe derartiger Messungen, oder wenn die vertikale Abweichung nicht stark ist, aus Rekonstruktion nach dem Augenmaß.

In einem verhältnismäßig einfachen Fall, der Rekonstruktion des Chromosoms IV_1 aus der Fig. 4 zeigt die Textfig. 1, welche Längendifferenzen zwischen projektivem und rekonstruiertem Bild existieren können.

Zu den Längenmessungen der auf die Zeichnungsebene projizierten Fäden benutzt man gewöhnlich einen Radapparat (Hodometer), womit die Länge direkt feststellbar ist, wenn man damit über die Fäden hinwegfährt. Es ist klar, daß ein solcher Apparat, dessen Bewegung auf Reibung begründet ist, die bei Feststellung der Länge auch sonst nicht zu umgehenden Fehlerquellen noch vermehrt. Um mindestens die Messung der rekonstruierten Fadenchromosomen exakt auszuführen, habe ich mich einer sehr einfachen Methode bedient. Ich habe die Zeichnung mit dickem Kanadabalsam überzogen, und dann einen Faden genau dem Verlauf der Schleifen folgend angeklebt. Diese Längenmessung mit Fäden hat vor der mit dem Radapparat ausgeführten den großen Vorteil, daß man den Faden über den steilsten Windungen genau hinwegführen kann, wo der Radapparat mit sehr großen Fehlern arbeitet. Die Länge des abgezogenen Fadens gibt die Schleifenlänge genau an.


Fig. 1.

Es fragt sich, ob es lohnend war diese Längenmessungen so umsichtig auszuführen. Haben diese Angaben überhaupt einen Wert? Entsprechen die Zahlen der Wahrheit? Und wenn ich in zwei Kernen zufällig wahrheitsgetreue Angaben erhalten habe, sind diese zu verallgemeinern, sind die Längengestaltungen in mathematische Regeln zu zwingen?

So viel ist allerdings sicher, daß die Resultate meiner Messungen nicht ganz der Wahrheit entsprechen, man kann bei derartigen Verfahren nur bestrebt sein, ihr nahe zu kommen. Schon die Konservierung kann vielleicht die Längenverhältnisse etwas verwischen. Man kann Fehler begehen auch bei der Feststellung der Mikronwerte mit der Feineinstellungsschraube. Man kann endlich die Rekonstruktion der Krümmungen nicht ganz genau ausführen. Immerhin ist es interessant, die Maße näher zu betrachten und Vergleiche mit den Chromosomen der Oogonien und der somatischen Zellen (Fig. 6) zu machen. Wir sehen vor allem, daß innerhalb der Fehlerquellen unter den 14 Fadenchromosomen 7 ungefähr gleichlange Paare aufzufinden sind, deren Zusammenstellung nicht als

gezwungen betrachtet werden kann, weil wir sehen, daß die Längenunterschiede zwischen den nächststehenden Paaren viel größer sind, als unter je zwei zusammengehörigen Chromosomen. Viel Wert will ich nicht darauf legen, daß in den Fig. 22 und 23 in vier Fällen bei homologen Chromosomen gleiche Maße herauskamen. Diese Zahlen können ebenso fehlerhaft sein, wie der große Unterschied der Fäden VII^1 und VII^2 in der Fig. 23 *a*. Interessanter sind die Verhältnisse zwischen den längsten und kürzesten Paaren. In der Äquatorialplatte des Oogoniums Fig. 4 ergibt sich dafür ein Quotient 1,86, bei der somatischen Fig. 6 1,81, bei dem einen leptotänen Bukett 1,78 (Fig. 22 *a*), bei dem andren 1,94 (Fig. 23*a*) Wir können daraus schließen, daß die Längenverhältnisse zwischen den extremen Paaren verschiedener Stadien und verschiedener Zellen ungefähr gleich sind. Außerdem aber sehen wir, daß die leptotänen Fadenchromosomen ungefähr 4—4,5 mal länger sind, als die Chromosomen der letzten ovogonialen Äquatorialplatte.

Wenn diese Resultate auch ein Interesse haben mögen, so sind sie doch unzureichend, um aus ihnen allgemeine Schlüsse ziehen zu können. Sie beziehen sich vor allem nur auf zwei Zellen und betreffen die Schleifen in einem Zustand, wo Veränderungen in der Länge durch Verkürzung oder Verlängerung (man kann darüber, wie ich oben bemerkte, nichts sicher behaupten) möglich sind. Es ist wohl wahrscheinlich, daß sich die homologen Fadenchromosomen im gleichen Grade der Längenveränderung befinden, und darum in jedem Kern die Paare zu finden sind. Die gegenseitige Abstufung der Paare kann aber Schwankungen unterworfen sein und darum findet man nicht streng proportionale Längenstufen. Ich glaube aber nicht, daß diese Schwankung der Abstufung so groß sein könnte, daß infolgedessen eine Veränderung der Reihenfolge entstände. Es ist endlich auch nicht zu verschweigen, daß wir das Stadium, worauf die Messung sich bezieht, nicht ganz genau angeben können. Und wenn das auch möglich wäre, sind immer noch die individuellen Unterschiede in der Zell- und Kerngröße zu berücksichtigen, wobei in gleichen Stadien größere Kerne mit längeren Schleifen ausgestattet sein können als kleinere.

Alles zusammengefaßt können wir sagen, daß die durchschnittliche Länge der Schleifen höchstwahrscheinlich für jede Zelle und für jedes Stadium verschieden ist. Die Längenverhältnisse der Fadenchromosomen können allerdings Schwankungen unterworfen sein, aber nur in sehr engem Rahmen, so daß man von einem ungefähr bestimmten Längenverhältnis doch sprechen kann. Dies zeigen eben die oben mitgeteilten Zahlen über das Verhältnis der längsten und kürzesten Paare. Nichts spricht aber

dagegen, daß die homologen Schleifen während der Veränderungen gleich lang bleiben. Wir werden diesen letzten Satz später durch besondere Angaben auch beweisen können. Das wird auch nötig, damit wir nicht beschuldigt werden können, die nach den Maßangaben in überwiegender Zahl nicht gleichlangen Chromosomen mit Rücksicht auf die Fehlerquellen willkürlich als gleichlange betrachtet zu haben.

II. Die Lage der leptotänen Chromosomen. Eine der wichtigsten Fragen, die wir hier noch zu beantworten haben, bevor wir uns mit der Konjugation eingehend beschäftigen. Wir müssen hier auf die gegenseitigen Lageverhältnisse der einzelnen später untereinander konjugierenden, d. h. homologen Chromosomen, näher eingehen. Es wird nämlich allgemein angenommen, und wir werden diese Annahme auch beweisen, daß untereinander nur die homologen d. h. gleichlangen Chromosomen konjugieren. Es ist auch öfters angegeben worden, daß eine Parallelität unter den Konjuganten schon am Anfange des Buketts auftritt, die darauf beruht, daß die homologen Schleifen schon früher nebeneinander lagen. Wir haben dagegen gesehen, daß bei *Dendrocoelum* die homologen Chromosomen in der Äquatorialplatte der Oogonienteilungen meistens nebeneinander liegen, und auch die zufällig parallel gelagerten ihre Lage bis zum Schleifenbukettstadium nicht bewahren, weil sie einerseits in den jungen Oocytenkernen vor ihrer Auflösung gewissermaßen zerstreut und anderseits im Knäuelstadium durch die Verlängerung noch mehr durcheinander geworfen werden. Schon daraus müssen wir schließen, daß es nur ein Zufall ist, wenn in dem Bukettstadium zwei homologe Fadenchromosomen nebeneinander geraten, und der seltenste Zufall, wenn alle Schleifen paarweise parallel gelagert sind. Infolgedessen sind Kernbilder, in denen die Fadenchromosomen eine gleiche Stellung einnehmen würden, niemals zu finden, so unendlich ist die Variation in der gegenseitigen Lage. In unsren zwei gezeichneten Fig. 22 und 23 ist höchstens das 1. Chromosomenpaar ähnlich gelagert (vgl. Fig. 22 *c* und 23 *b*). Die andren homologen Fadenchromosomen sind voneinander entfernt und durch andre Fäden getrennt.

Dies steht auch dann fest, wenn wir annehmen, daß unsre Längenmessungen so fehlerhaft sind, daß man mit ihrer Hilfe eigentlich nicht einmal unter vier Schleifen entscheiden könnte, welche zusammengehören. Suchen wir in den farbigen Fig. 24 und 26, Taf. VIII, beispielsweise die vier kürzesten, grau und blau bezeichneten Fadenchromosomen heraus, so sehen wir, daß keine von diesen neben einem andern steht. Mit Rücksicht auf die günstige Lage dieser Schleifen halte ich es für vollständig ausgeschlossen, daß ich bei den Messungen so große Fehler begehen konnte,

daß sich unter den vier Chromosomen nicht mindestens zwei homologe befänden. Somit steht also außer Zweifel, daß die homologen Chromosomen vor der Konjugation nicht vom Anfang an nebeneinander stehen.

Diese zwei farbigen Figuren sind eben darum verfertigt worden, weil die detaillierten Fig. 22 *c* und 23 *b* eigentlich sehr viele Paare als nebeneinanderliegende aufweisen. So sind in der ersten Figur die VI und VII, in der Fig. 23 *b* die I, II und IV. Das bringt aber, wie das nach dem Aufsuchen der betreffenden Fadenchromosomen in dem Totalbild sofort zu sehen ist, nur die Projektion mit sich. Fig. 26 ist, was den Verlauf der Faden anlangt, etwas schematisiert, und außerdem sind die Konturen glatt gezeichnet und die Enden der Schleifen etwas locker gestellt, um auch die gedeckten Schenkel zur Ansicht zu bringen. Die Folge davon war allerdings, daß einzelne Fäden (z. B. III^1) länger gezeichnet werden mußten, damit ihr Lageverhältnis zu den andern Schleifen gewahrt bleiben konnte. — Fig. 24 ist ein unverändertes genaues Bild der Lagerungsverhältnisse bei Fig. 22. Ich habe hier nur die Struktur der Fäden weggelassen und sie überall gleich dick gezeichnet, was den normalen Verhältnissen nur insofern nicht immer entspricht, indem die Fäden an ihrer Umbiegungsstelle oft etwas rauher und dicker sind als gegen die Endpartien hin.

In beiden Figuren, und ebenso in der zu Fig. 24 gehörenden Fig. 25, Taf. VIII, die eine ideale Ansicht der Schleifen von der Gegenpolseite her darstellt, sind die homologen Chromosomen mit gleicher Farbe bezeichnet. Der Farbenschlüssel ist für alle drei Figuren gültig; die gleiche Farbe bedeutet in allen drei Figuren gleich abgestufte Chromosomen, also dieselben Paare.

An den farbigen Figuren lassen sich jene Umschlingungen und Haken der einzelnen Schleifen, die wir bei dem Knäuelstadium und Orientierung der Fäden schon besprochen haben, klar nachweisen. So umwindet in der Fig. 23 *a* das Fadenchromosom VII^2 (in der Fig. 26 braun) den Faden II^1 (blau) einmal. Für eine charakteristische Verschränkung zweier ungleich langer Chromosomen sei übrigens auch auf Fig. 27, Taf. VIII verwiesen.

Diese Verhältnisse werden uns eingehender noch bei der Konjugation beschäftigen. Bevor wir darauf eingehen, fassen wir kurz die Ergebnisse unsrer Studien an den leptotänen Bukettschleifen zusammen. 1. Die Chromosomenzahl ist diploid. Wir fanden 14 Schleifen. 2. Diese haben ihre beiden Enden an dem Orientierungspol, ihre Scheitelpartie womöglich an der Gegenpolseite. 3. Die Chromosomen sind ungleich lang. 4. Homologe, paarweise ungefähr gleichlange Chromosomen sind schon hier fest-

stellbar. 5. Die homologen Fadenchromosomen liegen nicht nebeneinander.. 6. Die Schleifenbukettstellung mancher Fadenchromosomen ist dadurch gestört, daß ihre Schenkel andre Chromosomen umwinden oder von andern umwunden werden.

Von all diesen Feststellungen sind nur die zwei ersteren unerläßlich im Interesse des weitern Ablaufs unsrer Arbeit. Die weiteren sind auch wichtig, die Beweise für sie aber entbehrlich, weil wir in dieser Hinsicht in dem nächsten Abschnitt unerschütterliche Argumente bringen werden.

Kap. II. Syndesis[1]: Die Chromosomen während ihrer Konjugation.

A. Eusyndesis[2].

a. Der Ablauf der Längskonjugation.

Wir sind langsam an unsre Hauptaufgabe herangekommen, indem wir alle Veränderungen gründlich betrachtet haben, welche die Chromosomen durchlaufen. Wir haben zuletzt die Fadenchromosomen in einer geordneten Orientierung, aber unter der schwierigen Lage hinterlassen, wo sie zur Konjugation vielleicht bereit, die Paare voneinander aber getrennt, und manche Schleifen sogar durch Verschränkungen mit fremden Fäden festgelegt sind. Äußere Kräfte haben die Schleifenenden auf einem möglichst engen Felde zusammengebracht, sie haben die Schenkel von diesem Felde aus möglichst gerade ausgestreckt, offenbar, um eine Möglichkeit zu leichterem Aneinandertreffen zu schaffen. Die Paare müssen sich weiter selbst auffinden. Was befähigt sie aber dazu?

aa. Konjugationstrieb der Chromosomen. Wir haben schon bemerkt, daß homologe Fadenchromosomen in der Bukettfigur zufällig nebeneinander aufgestellt werden können. Sie könnten also die Konjugation ausführen, wenn darin nur die Entfernung ein Hindernis bildet. Weil ich aber an dem Anfange des Schleifenbuketts nie eine Konjugation der Fäden beobachtet habe, müssen wir annehmen, daß während des Bukettzustands in den Fäden auch neue Kräfte erweckt werden, die sie zum gegenseitigen Aufsuchen befähigen. Wir nennen dies im allgemeinen Konjugationstrieb, eine Erscheinung, die in der Organismenwelt, wie auch hier in den Chromosomen, meistens durch besondere Zustände ausgelöst wird.

---

[1]) Schließt all jene Phasen der Oo- und Spermatocyten ein, wo die homologen Chromosomen in gepaartem Zustande erscheinen, also noch auch die erste Reifeteilung, wenn eine Reduktion erst in der zweiten stattfindet.

[2]) Die Syndesis teilt sich in zwei Perioden: in die der Eusyndesis (gleich dem Verlauf der Paarung und dem Diplotänstadium) und in die der Chalasthosyndesis (gleich Diakinesis und Streptitänstadium).

ab. Die Vorteile des Bukettzustandes für das leichtere Zustandekommen der Konjugation. Wenn wir eine, sagen wir, gut gelungene leptotäne Bukettfigur von der Gegenpolseite betrachten können, so wird uns ungefähr ein, der schematischen Fig. 25, Taf. VIII, die eine Ansicht eines idealen Buketts vorstellt, entsprechendes Bild entgegentreten. Es zeigt uns, daß im Interesse der leichteren Konjugation außerhalb der zwei, schon erwähnten Begünstigungen, der gegenseitigen Nähe der Enden und der parallelen Lage der Schleifen, auch eine dritte auftritt, daß zwischen den gestreckten Fäden freie Zwischenräume entstehen. Die Zwischenräume gestatten eine Bewegung der Chromosomen in günstigen Fällen sozusagen in jeder Richtung. Man könnte also das Knäuelstadium mit einem Dickicht vergleichen, wo man mit schwerer Mühe durchkommen kann, das Schleifenbukettstadium mit einer kultivierten Anpflanzung, in der der Gärtner mit seiner Leiter in jeder Richtung beliebig herumgehen kann. Wenn wir z. B. in unserm Bild irgendein Paar von gleicher Farbe auswählen, so sehen wir ohne weiteres, daß diese auf allen möglichen Wegen aneinander treffen können. Vor allem kann in der Bukettstellung jede Schleife nach der Peripherie austreten, und dort herumgehen.

Haben die Schleifen eine freie Bewegungsfähigkeit? Auf diese Frage werde ich eine bejahende Antwort mit Belegen erst weiter unten geben.

ac. Allgemeine Merkmale der Konjugation. Der Beginn der Konjugation äußert sich im Kern darin, daß zwischen den dünnen Fäden an der Polgegend auf einmal einige (ein bis drei) auffallend dicke Stücke erscheinen (Fig. 28 *a*—30 Taf. VIII), die aus zwei zusammengehefteten Fäden bestehen, in geringer Entfernung vom Pol aber in zwei getrennte Schenkel zerfallen. Als Vorstadien sind dafür jedenfalls Zustände wie in Fig. 37 und 39, Taf. IX, zu betrachten, wo die Endpartien der Partner parallel dicht nebeneinander verlaufen und so streng gleichgestellt sind, daß sie in gleicher Höhe endigen, und in beiden Fäden Körnchen gegenüber Körnchen zu liegen kommen (Fig. 37, 39). Dann verkleben zuerst die Knotenpunkte, die die Körnchen enthalten und die weiteren Teile der Fäden stellen sich zueinander genähert, also mehr und minder parallel (Fig. 37, 39 *b*, Taf. IX 44 *b*, Taf. X). Die Fadenchromosomen zeigen während der Konjugation gegenüber früheren Stadien in zwei Richtungen Veränderungen. Sie sind, wie das aus den Figuren ersichtlich ist, dünner, wahrscheinlich jedoch nicht länger, sondern nur kondensierter geworden. Zweitens treten jetzt die Chromiolen in der Färbung noch schärfer hervor.

Während die Konjugation an den zuerst konjugierten Fäden weiter-

greift, treten neue Paare an der Polgegend auf, so daß die Zahl der Doppelfäden immer größer, die der leptotänen aber immer kleiner wird.

Diesen Verlauf der Konjugation zeigen uns die Fig. 28—36 der Taf. VIII und IX und die dazu gehörigen Erläuterungsbilder klar. Die natürliche Reihenfolge der Konjugation ist hier in der Reihenfolge der Bilder festgelegt. In Fig. 28 *a* sind zwei Paare rechts und links in die Konjugation eingetreten. Beide Paare sind aber erst auf ein Drittel konjugiert. An dem linken Konjugantenpaar, das wie eine zweischwänzige Peitsche aussieht, kann man die beiden Partner leicht weiter verfolgen. In Fig. 28 *b* sind außer den konjugierenden Paaren auch die außerhalb der Konjugation stehenden zehn univalenten Fadenchromosomen einzeln abgebildet. Die Fig. 29 *a* weist ebenfalls zwei Konjugantenpaare und zehn freie Schleifen auf, unter denen aber das eine Paar schon in seiner ganzen Länge zu einem bivalenten Chromosom geschlossen ist. Das andre Paar ist, wie die Fig. 29 *b* zeigt, in der weiteren Konjugation vorderhand durch einen zwischengeratenen fremden Faden aufgehalten. Die Fig. 30 zeigt drei, auf kurze Strecken konjugierte Fäden und acht freie Fäden, ähnlich auch Fig. 31 *a*, wo jedoch ein Paar schon ganz geschlossen ist. In der Fig. 31 *b* ist ein der Fig. 29 *b* entsprechender Zustand dargestellt. In den nächsten Fig. 32 *a* und 32 *b* sehen wir drei fertige Doppelfäden und vier in Konjugation begriffene Paare, ähnlich Fig. 50 *a* und *b*, Taf. X. Die Fig. 33 *a* zeigt uns vier Doppelchromosomen und drei Paare im Begriffe des Aneinanderlegens. Diese letzteren sind in der Fig. 33 *b* auch separat dargestellt. In der Fig. 34 beobachten wir drei ganz geschlossene Paare, das vierte obere beendigt eben den Vorgang, das fünfte ist noch an der Polgegend offen. Die zwei letzten Paare haben nur auf eine Viertellänge konjugiert; aber auch die freien Schenkel laufen schon ziemlich parallel ab. — Diese auch schon in den Windungen parallel gestellten Schenkelpaare sind für die Konjugationsbukettfiguren sehr bezeichnend. Sie sind auch bei einigen Forschern als einzige Beweisgründe für eine Längskonjugation herangezogen worden. Später werden wir sehen, daß das mit Unrecht geschah. — Die Fig. 35 *a* zeigt uns fünf Doppelfäden, das sechste Paar ist nur in der Mitte nicht geschlossen. Das siebente Paar aber konnte noch gar nicht in Berührung kommen. Den Grund zeigt uns Fig. 35 *b*: die beiden Partner werden durch nicht weniger als drei zwischen ihnen durchtretende Doppelschleifen getrennt. In der Fig. 36 *a* und *b* tritt uns endlich nur das letzte Paar als Konjugant entgegen.

Diese Tatsachen und die Klarheit der Präparate, die den Ablauf der Erscheinungen aufweisen, lassen, obgleich wir die feineren Details noch gar nicht besprochen haben, keinen Zweifel über die Längskonjugation.

Sie sind markante, sichere Beweise. Sie sagen folgendes: Unter den diploiden 14 Fadenchromosomen treten nacheinander doppelt so dicke, der Länge nach doppelt gebildete Elemente auf. Beim Erscheinen jedes neuen Doppelfadens wird die Zahl der dünnen Fäden um zwei vermindert. Die Doppelfäden entstehen dadurch, daß zwei dünne Fadenchromosomen zuerst an ihrer einen Endpartie auf kurze Strecke verkleben und dann die Vereinigung sich allmählich über das ganze Fadenpaar ausdehnt. Somit besteht das Anfangsstadium der Chromosomenkonjugation darin, daß an der Polgegend einige gewöhnlich nur auf kurze Strecken verklebte Doppelfäden erscheinen, und das Ende, daß sieben dicke Doppelchromosomen zu beobachten sind, unter denen einige gewöhnlich noch am einen Pol auf kurze Strecke nicht verklebt sind.

Wir nehmen vorderhand an, daß die Konjugation unter sämtlichen Paaren glatt ablaufen kann und schildern deswegen eingehend

ad. wie ein Paar homologes Chromosom miteinander konjugiert und die feineren Details der Konjugation. Wenn die Enden zweier Fadenchromosomen an dem Bukettpol einander getroffen haben, dann nähern sich die Fadenschenkel, soweit es möglich ist, und nehmen eine parallele Stellung ein. Dann treten sie wieder zuerst mit den Enden in Berührung, und zwar sind die gegenseitigen Knotenpunkte oder — sagen wir — die seitlichen Vorsprünge der Chromiolen, wenn man jeden ganzen Knotenpunkt als ein Chromiol auffaßt, jene Teile, die zuerst in Verbindung treten (Fig. 37, 39). Die zwei Fäden laufen also sich nur an den Knotenpunkten berührend nebeneinander. Die Konjuganten kann man in diesem Zustande mehr dann erkennen, wenn sie im Gesichtsfeld horizontal nebeneinander liegen. Wenn sie aber übereinander gelagert sind, haben sie nur die Dicke und Beschaffenheit eines Fadenchromosoms, und man kann in solchen Fällen nicht entscheiden, ob man Konjuganten oder zufällig nebeneinander laufende, aber nicht homologe Fadenchromosomen vor sich hat. Das Gesagte tritt dann klar zutage, wenn sich die Konjuganten in ihrem Verlaufe etwas drehen; sie sind dann an den Krümmungsstellen so dick wie der eine Faden (vgl. besonders Fig. 37, 40, Taf. IX, und Fig. 61, Taf. XI).

In den nächsten Stadien kommt, wieder von den Enden ausgehend, ein engeres Verhältnis unter dem konjugierten Teile zustande. Die Konjuganten werden auf der Berührungsseite zuerst flach, sie verbreitern sich. Die Breite der Berührungsfläche ist zuletzt gleich dem Durchmesser der Fäden. Dabei erscheint der in solcher Weise konjugierte Teil kaum bemerklich dünner, als die weiteren nur locker zusammen getretenen Partien zusammen, obwohl, wie gesagt, die engere Berührung mit dem

Abflachen der Fäden verbunden ist. Dies ist nur möglich, wenn die inniger konjugierenden Schleifenteile sich verkürzen oder aber, wenn ihre Substanz einer Quellung und damit einer Volumenzunahme unterliegt. Eine beträchtliche Verkürzung ist nicht nachzuweisen, wenn wir die leptotänen Bukettchromosomen der Fig. 22 *c* und 23 *b* mit den diplotänen Chromosomen der bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Fig. 34, 35 *a*, besonders aber Fig. 63 vergleichen; immerhin tritt sie auf.

Die Doppelfäden büßen durch diese engere Konjugation von ihrem Doppelcharakter nichts ein; eine scharfe Längslichtung in der Mitte bleibt erhalten, doch scheint sie zwischen den gegenseitigen Chromiolen durch Andeutungen von Brücken durchsetzt zu sein. — Auch die Chromiolen bleiben in diesen abgeplatteten Hälften nicht mehr rund und körnchenförmig; sie werden der Quere nach ausgezogen. Die Doppelchromosomen erscheinen damit, wenn die Ebene der Konjugation parallel mit der des Gesichtsfeldes steht, als quersegmentiert (Fig. 31 *b* und 44 *a* unten), senkrecht darauf aber doppelt punktiert. Wenn solche eng konjugierte Teile sich drehen, sehen sie überall gleich dick aus (s. Fig. 33 *a* rechts oben, Fig. 44 *a* links). Der Querschnitt dieser Fäden ist nämlich ungefähr quadratisch. Die Konjugationsebene tritt an Querschnittsbildern noch schärfer zutage als an Seitenansichten.

Diese engere Konjugation dehnt sich, fortschreitend, über größere Teile der erst locker aneinandergelagerten Fäden aus. Wenn die Konjugation nicht glatt von statten gehen kann, holt die engere Paarung die lockere ein, so daß die anhaftenden Teile sich sogleich gegenseitig abplatten. Wir werden sehen, daß, wenn der weitere Ablauf der Konjugation irgendwie hinausgeschoben wird, auch das Kürzer- und Dickerwerden der noch nicht konjugierten freien Schenkel, das sonst erst nach der lockeren Konjugation erfolgt, dieser vorauseilen kann. Es ist interessant, in dieser Hinsicht die Fig. 37 mit den Fig. 31 *b* Taf. IX und 53, Taf. X, zu vergleichen.

Wenn die Konjuganten rechtzeitig in ihrer ganzen Länge nebeneinander liegen, oder erst die beiden Enden beider Fadenchromosomen gegenseitig aufeinander treffen, kann die Konjugation an den Enden zuerst eintreten, und so gegen die Mitte fortschreiten. Solche Fälle sehen wir in den Fig. 32 *a*, 32 *b*, 34 *a*, 35, 40 (besonders klar) und an der Taf. X in den Fig. 49, 50 *a*, 50 *b*, 51 *a* und 51 *b*. Die Fig. 39 zeigt uns, wie diese Erscheinung eingeleitet wird; die Fig. 52, 54, 55 geben Beispiele, wo die Möglichkeit besteht, daß die freien Schenkel auch an ihren andern Enden in die Konjugation eintreten. In den überwiegenden Fällen schreitet aber die Konjugation doch von dem einen gegen das andre Ende weiter.

ae. Seltene Zustände bei der Konjugation eines Paares. Zwei interessante Ausnahmefälle möchte ich noch besprechen. Sie sind in den Fig. 41 und 42 abgebildet. Diese zeigen sofort, worüber es sich handelt. Wir sehen in der Fig. 41, daß die Fäden nicht kontinuierlich konjugieren, daß vielmehr getrennte Partien unabhängig voneinander in die Konjugation eingingen.

In normalen Fällen wird das Zusammenkommen der entsprechenden Partien der zwei Fäden dadurch gesichert und sozusagen determiniert, daß die Konjugation von den Enden ausgehend weiterschreitet. In unsrer Fig. 41 kamen aber die entsprechenden Partien zufällig und von den Enden unabhängig zu richtiger Berührung. Die Konjugation konnte eintreten. Die nicht konjugierten mittleren und ebenso die endständigen Schleifenteile sind jeweilen gleichlang, was sich allerdings in der Figur nur ungefähr, im Mikroskop aber ohne weiteres feststellen läßt. Noch interessanter ist die Fig. 42, wo die Konjugation überhaupt nur in der Mitte eingetreten, und so statt der gewöhnlichen Y- eine X-Figur entstanden ist. Die Figur zeigt deutlich, daß entsprechende Fadenteile konjugiert haben; die gleiche Länge der entsprechenden freien Schenkel ist klar ersichtlich.

In dem Kern der Fig. 41 waren noch mehrere konjugierende Paare, die Konjuganten der Fig. 42 aber bildeten das späteste Paar. Aus diesem Zustand schließe ich, daß es sicher zu den zeitweilig zurückgehaltenen Konjugationen gehört, die ich später eingehender besprechen werde. Es ist wahrscheinlich, daß auch die zwei Fadenchromosomen der Fig. 42 in einem entsprechenden Zustand waren, wie die zwei Fäden der Fig. 35 *b* noch sind, daß während des langen Hin- und Herbewegens der Fäden zufällig die mittleren homologen Teile in Berührung und darauf in Konjugation kamen.

af. Die Struktur der Fadenchromosomen vor und nach der Konjugation. Die Zahl und Lage der Chromiolen. Die entstandenen Doppelchromosomen sind, wie ich schon erwähnte, infolge der entsprechenden Lagerung der Chromiolen quersegmentiert. Zuerst kann man manchmal in der gegenseitigen Lage der Chromiolen Verschiebungen wahrnehmen, was sofort verständlich wird, da wir es mit sich verkürzenden Fäden zu tun haben. Wenn wir aber die kleine Entfernung der Chromiolen betrachten, werden wir sofort einsehen, daß die Verschiebungen nicht beträchtlich werden können, daß also der Prozeß sich an beiden Fäden in beinahe vollständig gleichem Tempo abspielen muß. Die Verschiebungen sind aber äußerst minimal und verschwinden bald überall, so daß Chromiol gegenüber Chromiol zu liegen kommt. In ge-

wissen Abständen treten unter den sonst gleichen Körnchen beträchtlich große auf, auch diese stehen immer streng paarweise (Fig. 61, 62, Taf. IV). Nur in seltenen Fällen kommt es vor, daß ein größeres Chromiol keinen Partner hat; dann aber steht es mit zwei kleineren gegenüberliegenden durch bloße Brücken in Verbindung (Fig. 38, Taf. IX oben). Dies deutet daraufhin, daß das partnerlose große Chromiol durch Verschmelzung von zwei kleinen entstanden ist.

Mir fehlte die Zeit, das Schicksal der einzelnen Chromiolen in früheren Stadien zu verfolgen. Es wäre nämlich interessant, durch Zählungen, wenn sie möglich sind, festzustellen, ob die Zahl der Chromiolen von vornherein gegeben ist, oder ob sie erst vor der Konjugation endgültig geregelt wird. Aber auch ohne Ausführung der mühsamen Zählungen ermöglicht uns Fig. 40, Taf. IX, eine Beantwortung der gestellten Frage. In dieser Figur sehen wir nämlich, daß in den noch freien Teilen der Konjuganten die großen Chromiolen von den schon konjugierten Teilen gleichweit entfernt sind, so daß sie nach der Konjugation in ein Quersegment geraten werden. Ganz abgesehen davon weist auch schon die große Gesetzmäßigkeit in der biserialen Anordnung der Chromiolen in diplotänen Fäden darauf hin, daß die Chromiolen nicht bedeutungslose Gebilde, sondern charakteristische Elementarteile der konjugierenden Chromosomen sind. Sie sind an Zahl und Lage schon vor der Konjugation bestimmt.

αγ. Neurekonstruktion der Paarenkomponente bei der Konjugation. Die Besprechung der Chromosomenkonjugation wird eigentlich in der nächstfolgenden Studie III unter den allgemeinen Gesichtspunkten am Platze sein. Wie wir aber am Anfange dieses Kapitels im Interesse der richtigen Beurteilung des Schleifenbuketts gezwungen waren, hier zwischen die Beschreibung der Tatsachen ein wenig Theorie einzuschalten, so können wir es hier auch nicht umgehen, darauf hinzuweisen, daß die Längskonjugation mit ihrer in der Pflanzen- wie in der Tierwelt gut bekannten Folge, nämlich der Ermöglichung der Zahlenreduktion der Chromosomen, nicht erschöpfend erklärt werden kann. Nach den oben besprochenen Details können wir die Frage aufwerfen: wenn in der Konjugation bloß die Zahlenreduktion erreicht werden will, wozu dann die innige Längsverklebung der Konjuganten, wozu die Offenbarung einer bis dahin bei jeder Chromosomenausbildung versteckten kongruenten Struktur der Paarenkomponente, wozu die geregelte Gegenüberlagerung der Chromiolen in den Paaren?

Für die Nachkommenschaft ist aber nicht nur die Erscheinung wichtig, daß sie ihren Chromosomenbestand von zwei verschiedenen Individuen, sondern auch andre Begünstigungen der Vererbung, die alle

durch die Chromosomenkonjugation am sichersten erledigt werden können, ererbt. — Hierauf will ich über einige gelegentlich gemachte Beobachtungen berichten.

Es sind die Fadenüberkreuzungen, die uns die Fig. 37 und 38, Taf. IX, zeigen. Drehungen können im Ablaufe eines Paares oft auftreten. Wenn aber Drehungen erscheinen, so strecken sich diese auf ziemlich lange Teile der diplotänen Fäden aus. Wirkliche Fadenüberkreuzungen aber treten auf einer kurzen Strecke, die zwischen zwei Chromiolen fällt, auf und bedeuten eine so plötzliche Drehung um 180 Grad, daß der eine Faden genau an die Stelle des andren zu liegen kommt. Fig. 37 gibt dafür ein klares Bild. — Es ist die Folge dieser Veränderung der Lage leicht denkbar. Die im Ablaufe des einen Partners übersprungenen Teile des andren Chromosoms werden in den Körper dieses eingeschaltet und umgekehrt: die zwei Chromosomen werden also durch gegenseitigen Austausch ihrer gegenüberliegenden Teile neurekonstruiert. Als ein Beispiel der Ausführung dieser Neurekonstruktion muß ich den in der Fig. 38 abgebildeten Teil eines Doppelchromosoms betrachten, wo sich im oberen Teile des Paares zwischen den Chromiolen nicht Querbrücken, sondern sich kreuzende schräge Verbindungen befinden. Ich habe derartige Verhältnisse einigemal beobachtet. Es ist hier noch kurz zu bemerken — später werden wir uns mit der Sache eingehend beschäftigen —, daß die Längslichtung die an der Stelle der Konjugationsebene erhalten bleibt, auch in denjenigen Paaren fortbesteht (vgl. Fig. 38), wo kreuzweise Verbindungen unter den Chromiolen auftreten. Sie verschwindet in den diplotänen Fäden nie und wird später zur Spaltungsebene der Doppelchromosomen. Durch diese Längslichtung sind auch die im Austausch ihrer Chromiolen begriffenen Konjuganten so scharf in zwei Hälften getrennt, daß eine Rückdrehung ausgeschlossen erscheint, daß also der Chromiolenaustausch nicht mehr rückgängig gemacht werden kann.

Wir werden in der nächsten Studie für das *Dendrocoelum* beweisen, daß zur Bildung eines Paares je ein väterliches und ein mütterliches Chromosom zusammentritt. Der Umtausch der Chromosomenteile wird es also mit sich bringen, daß der Nachfolger in einem Chromosom nicht rein großmütterliche oder großväterliche Erbanteile bekommt, sondern daß z. B. in einem großmütterlichen Chromosom Erbteile des Großvaters oder der großväterlichen Ahnenreihe übermittelt werden.

Die mitgeteilten Fälle waren ungesuchte und unerwartete Befunde, die ich gelegentlich des Zeichnens am Ende meiner Untersuchungen gemacht habe, wo die Augen des Beobachters schon einen hohen Grad der Übung haben, auch unter den feinsten Dingen Verschiedenheiten

wahrzunehmen. Es bleibt also ausgedehnteren Untersuchungen vorbehalten, nachzuweisen, wie weit diese Erscheinung verbreitet ist, wie weit die Chromosomenrekonstruktion eine Quelle für die Variabilität der Nachkommenschaft sein kann.

ah. Die Bewegungen der Fadenchromosomen bei der Konjugation. Nachdem wir jetzt das wichtigste Phänomen der Konjugation, die Entstehungsweise der haploiden Zahl der Chromosomen und die durch die Längskonjugation hervorgerufenen morphologischen Veränderungen in den Komponenten kennen gelernt haben, können wir auf andre Dinge übergehen, die ich bisher nur beiläufig erwähnte, die aber für die Beurteilung des Wesens der Chromosomen eine höchst wichtige Rolle spielen.

Wir haben vor allem den kinetischen Teil der Konjugation nicht eingehend berücksichtigt. Wir haben nur einfach angenommen, daß die Paare sich finden.

Wie dieses Sichauffinden aber geschieht, ob sich die Chromosomen dabei selbständig bewegen, damit haben wir uns noch gar nicht beschäftigt. Der richtige Weg, dies zu entscheiden, wäre die Beobachtung an lebendem Material. Aus Mangel an optischen Unterschieden zwischen den weichen Fadenchromosomen und ihrem Einbettungsmedium ist dies aber undurchführbar. Daher sind wir diesbezüglich auf Schlüsse, die wir aus Konstellationen der Fadenchromosomen vor, während und nach der Konjugation ziehen können, angewiesen.

Wir haben bei der Betrachtung des leptotänen Schleifenbuketts jene Boebachtung, daß sämtliche Fadenenden am Orientierungspol eintreffen, als eine wichtige Feststellung bezeichnet. Eine der Folgen dieser Stellung der Fadenenden haben wir schon kennen gelernt. Wir beobachteten, daß die Konjugation immer an den Enden beginnt, da sich diese auf ein enges Feld vereinigt, leicht finden können. Weiter sind wir nach dieser Feststellung zu dem Schlusse berechtigt, daß jeder Faden oder jedes Fadenende, das wir nach dem leptotänen Bukettstadium von dem Polfeld entfernt auffinden, diese Entfernung nur durch Eigenbewegung erreicht haben kann, denn wir haben das Schleifenbukett als eine passiv entstandene und unter fortwährender Wirkung äußerer Kräfte aufrecht erhaltene Stellung erkannt. Wenn also einzelne Chromosomen oder Fadenenden diesen gebundenen Zustand aufgeben und von dem Pol sich entfernen, können wir dafür nicht äußere Kräfte, denen sie wieder nur passiv Folge geleistet hätten, verantwortlich machen. Gerade das Schleifenbukett selbst lehrt uns nämlich, daß äußere Kräfte nur allgemeine Aufgaben, die für sämtliche Fadenchromosomen in gleicher Weise geltend sind, ausführen können. Die Hindernisse aber, die die homologen Chromo-

somen bei der Konjugation zu überwinden haben, sind für jeden Faden andre. Diese für jedes Chromosom variierenden und speziellen Schwierigkeiten, die in der verschiedenen Lage begründet sind, können nur durch innere spezielle Kräfte überwunden werden. Das kann nicht anders als durch Selbstbewegungsfähigkeit der Fäden geschehen. Und nur eine den Fäden selbst innewohnende Kraft kann in speziellen Fällen die nötigen Leistungen so ausführen, daß die z. B. in den Bukettzustand richtig situierten Fadenchromosomen sich nicht gegenseitig an einer typischen Konjugation verhindern.

Aber nicht nur Überlegungen, sondern auch beobachtete Tatsachen — wie folgt — geben den klaren Beweis, daß die Fadenchromosomen sich selbständig bewegen können.

In normalen Fällen, wo die Schleifen sich gegenseitig keine Hindernisse in den Weg stellen, läuft die ganze Konjugation in einem schön orientierten Bukettzustand ab. Dieser Fall tritt bei einer Fadenlagerung ein, die der meiner schematischen Fig. 25 entspricht, wo die einzelnen Chromosomen beim Suchen des Partners ihre Enden von dem Orientierungspol nie abzuheben brauchen. Trotzdem treten auch in solchen Bukettfiguren, zu welchen gewissermaßen die Fig. 28*a*, 29*a*, 31*a*, Taf. VIII u. IX, gehören, Erscheinungen auf, die dem Beobachter eine Bewegung verraten, und zwar dadurch, daß man statt des ruhigen, von schönen bogenförmigen Fadenchromosomen gebildeten Schleifenbuketts ein gewissermaßen unruhiges, gestörtes Bild vor sich hat. Man sieht viele quer zur Orientierungsrichtung ziehende Fäden. Der Verlauf der Fäden in Fig. 28 *b* (untere Reihe) gibt dafür ein Beispiel. Man sieht z. B. auch in der Fig. 29 und 35, daß manche Fäden genau genommen ihre Bogenform aufgegeben, und einen an das Knäuelstadium mehr oder minder erinnernden Ablauf angenommen haben. Man bemerkt endlich auch oft, daß die mittleren Partien der Schleifen, die als Umbiegungsstellen der Schenkel an der Gegenpolseite liegen sollten, tief in die Mitte des Kernes herabgezogen worden sind. So ist in der Fig. 29 *a* in der Mitte des Kernes bei hoher Lage die Umbiegungsstelle eines Fadenchromosoms, und damit die ursprünglich bügelförmige Schleife an beiden Schenkeln rechtwinklig abgeknickt. Dies alles sind allgemeine Zeichen der Bewegung, von denen in den leptotänen Bukettfiguren anfangs nichts zu sehen war. Der Leser kann selbst weiter solche Fälle bei eingehenden Studien der Fig. 28, 29 und 31 herauslesen und mit den normalen Fällen der Fig. 22 *a* und 32 *a* in Vergleich setzen.

Ich habe aber schon öfters erwähnt, daß in dem Knäuelstadium auch Verwicklungen unter den Fäden auftreten können und auch erwähnt,

daß diese Hindernisse durch das Schleifenbukett keineswegs aus dem Wege geräumt werden. Wir haben in der Fig. 23*a*, Taf. VII, einen deutlichen Fall gesehen, wo der Faden II¹ in eine Windung von VII² eingehängt war. Ein ineinander verhängtes Fadenpaar zeigte auch die Fig. 27, Taf. VIII. Es können derartige Hindernisse in einem Kern zufällig auch vermehrt auftreten, so daß die Konjugation einiger Paare nicht ohne weiteres ablaufen kann.

Tun nun die Fäden etwas, was zur Lösung solcher Zustände führen kann? Es bleibt ihnen nichts andres übrig, als sich von dem orientierten Zustande zu lösen. Dies können sie an dem einen oder an ihren beiden Enden tun. Der erste Fall ist bei denjenigen Schleifenpaaren anzunehmen, wo die Fäden schon in ganzer Länge konjugiert sind, aber, wie es in den Fig. 34 und 35, Taf. IX, links zu sehen ist, nur mehr mit einem Ende an der Polgegend liegen, während das andre zur Gegenpolseite emporgestiegen ist. Bei solchen Paaren geht offenbar die Konjugation — wie gewöhnlich — an einer Polseite oder in deren Nähe an und schreitet vorwärts, indem die noch freien Fadenteile allmählich aus dem Durcheinander andrer Fäden herausgezogen werden. Derartige noch in Konjugation begriffene Paare zeigen uns Fig. 43 und 44, Taf. IX u. X. Der konjugierte Teil scheint dabei als festere Basis zu dienen, von der aus die Konjuganten ihre freien Schenkel von dem Knäuel herausziehen können. — Ich glaube, es treten bei diesem Vorgange drei Faktoren in Wirkung. Der eine ist die erwähnte Festigkeit der konjugierten Teile. Der zweite ist der Konjugationstrieb der Fadenchromosomen, der immer weitere und weitere Partien zusammenheftet, und dadurch die nicht konjugierten Teile von dem Knäuel herausschleppt, oder das Hindernis (Fig. 29 *b*, 31 *b*, Taf. IX u. X) verdrängt. Der dritte und wichtigste ist die Bewegungsfähigkeit der Fäden. Könnte nämlich der Konjugationstrieb allein die Fäden zusammenbringen und wären diese selbst dabei untätig, dann müßten wir Bilder bekommen, wo die Fäden zwischen dem konjugierten Teile und dem Knäuel gerade gespannt wären. Man findet aber solche Bilder nie. Die dünnen Fadenpartien sind im Gegenteil wellig, gebogen (Fig. 44 *a*. was eben auf eine Eigenbewegung hindeutet.

Betrachten wir die Fig. 43 und 44 mit Rücksicht auf das Gesagte etwas näher. Das in der Fig. 43 gezeichnete Paar stand im mikroskopischen Bilde vor der Aufgabe, seine freien Schenkel aus den mit ihm verflochtenen Fäden, die ich der Deutlichkeit halber hier weggelassen habe, frei zu machen. Bei Fig. 44 *a* dagegen lag der eine zum Pol herunterlaufende Schenkel frei unter der Kernmembran, der andre aber war vorher höchstwahrscheinlich in dem angedeuteten und fälschlich zugleich tief

gezeichneten Gewirre der leptotänen und diplotänen Fäden eingeklemmt und müßte sich daraus, um dem andren Schenkel nachgehen zu können, befreien. Ich habe den Auflauf und die Form beider Schenkel in Fig. 44 *b* der Deutlichkeit halber schematisiert, und glaube, es wird sich niemand dem Eindruck entziehen können, daß der obere Schenkel im Zustande starker Bewegung fixiert wurde, wobei offenbar sogar der beträchtliche Nucleolus mitgeschleppt wurde. Neben den bisher beschriebenen gibt es noch kompliziertere Fälle, wo eine fremde Schleife zwischen die schon größtenteils konjugierten Schleifen eines Chromosomenpaares derart eingeflochten ist, daß dadurch die Konjugation vorderhand aufgehalten wurde, weil die Konjuganten direkt am weiteren Verkleben verhindert sind. Zwei solche Fälle zeigen uns die Fig. 29 *b* und 31 *b*, Bilder von Einzelchromosomenpaaren der Kerne 29 *a* und 31 *a*. Hier versagt der Konjugationstrieb als Rettungskraft, hier kann nur aktive Bewegung zu weiterer Konjugation führen. Die Fäden müssen selbst um das Hindernis herumgehen, wie es auch beide Figuren zeigen.

Die klarsten beweisenden solchen Beispiele haben wir noch nicht besprochen. Diese sind die Fig. 45, 46 und 47 der Taf. X. In allen drei Fällen ist der weitere Ablauf der Konjugation provisorisch eingestellt, weil die konjugierenden Schenkel während des Zusammenschließens auf Hindernisse gestoßen sind. Die beweisende Kraft dieser Fälle besteht darin, daß die Hindernisse in kleinerem Maße aufgetreten sind als bei den Fig. 43 und 44 *a* (und bei der später zu besprechenden Fig. 30). In allen drei Figuren haben wir es mit einer Konjugation zu tun, wo das Zusammenschließen von dem einen Ende gegen das andre hinschritt. Die noch nicht konjugierten Schenkelstücke umschlingen schon konjugierte Doppelfäden. Wenn wir diese Fälle in ihren leptotänen Bukettzuständen uns vorstellen, dann müssen wir annehmen, daß die zwei homologen Chromosomen der Fig. 45 jedes für sich zwei homologe umgeschlungen hat, daß in der Fig. 46 zwei Paare homologer Chromosomen zwischen die Schenkel zweier andrer gleichlanger Fäden geraten sind, und daß in der Fig. 47 nur der eine Komponent zwei homologe Fäden umschlossen hat. Die lehrreichsten Bilder aber bieten Fig. 45 *a* und *b*; sie lassen durchaus vermuten, daß die freien Schenkel auch hier in eigener Bewegung begriffen sind, um die weitere Konjugation zu ermöglichen. Die freien Schenkel zeigen, wie Fig. 44, deutlich die Bewegungsform.

Ich möchte noch auf die Fig. 36, Taf. IX, zurückweisen. Dort sind zwei Schleifenenden noch nicht konjugiert. Ihrem Zusammenschließen steht eigentlich kein Hindernis mehr im Wege. Wir dürfen nach dem sehr gewundenen Ablauf der freien Schenkel wohl annehmen, daß hier ein der

Fig. 45 entsprechend gestalteter Fall eben erst gelöst worden ist, daß, sagen wir der in der Fig. 45 rechts liegende Faden dem andren nachgelaufen ist.

Genau so, wie in den beschriebenen Fällen für das eine Ende der Paare, kann auch für beide Enden ein Hindernis der Konjugation entstehen. Diese können sich in seltenen Fällen so gestalten, daß die homologen Fadenenden überhaupt am Bukettpol nicht zusammenkommen können. Sie können nämlich zufällig in andre Schleifen so eingehängt sein, daß sie sich einfach nicht erreichen können. So sehen wir z. B. in der Fig. 35 *a*, Taf. IX, und noch deutlicher in der schematischen Fig. 35 *b*, wie die Fäden eines Paares durch vier Doppelfäden in so komplizierter Weise voneinander fern gehalten worden sind, daß sie überhaupt noch nicht zusammenkommen konnten, obgleich alle andren Paare die Konjugation bis auf ein in der Mitte noch offenes Stück beendigt hatten. Die Fäden scheinen in solchen Fällen einfach die Bukettstellung zu verlassen und suchen sich an einem andren Orte des Kernraumes auf. Entsprechend zeigen uns die Fig. 33, 34, 36, Taf. IX, jeweilen einen rechts oben gelegenen Doppelfaden, dessen homologe Schleifen sich im Interesse der Konjugation weit von dem Pol entfernt haben. Die Fig. 33 stellt uns auch außerdem ein recht verwickeltes Bild vor.

Interessant ist weiterhin das in der Fig. 48, Taf. X, rechtsstehende, in der Mitte noch nicht geschlossene Paar. Dieses zeigt uns eine zur Orientierung des Buketts entgegengesetzte Lage, indem beide Enden auf eine Gegenpolseite gerichtet sind. Auch dieses hat sich wahrscheinlich aus den benachbarten Fasern herausziehen und infolgedessen diese verkehrte Lage annehmen müssen.

Über alle diese Beispiele geht endlich der nur einmal gefundene Fall hinaus, der in Fig. 49, Taf. X, abgebildet ist, wo nur einziges diplotänes Chromosom ganz in seiner Bukettstellung geblieben ist und zwei vollständig abgerückt sind, während die andren Paare nur mit ihrem einen Schenkel am Bukettpol geblieben sind. Das äußerst anormale Bild erweckt einem den Gedanken, ob man hier nicht mit pathologischer Veränderung zu tun hat.

Zusammenfassend lassen — glaube ich — alle diese besprochenen Ausnahmefälle, wo die Bukettstellung manchen Fadenchromosomen keine genügende Möglichkeit zur Konjugation bieten konnte, keinen Zweifel daran, daß die Fadenchromosomen eine freie Bewegungsfähigkeit haben, daß sie sogar befähigt sind, auch Hindernisse zu überwinden, um die Konjugation ausführen zu können. Wir können also den Satz aufstellen, daß eben so wenig wie eine Konju-

gation unter zwei Lebewesen ohne Bewegung, dieselbe auch unter zwei Chromosomen möglich ist. Mithin enthält also der Begriff der Konjugation jenen der Bewegung in sich.

Ich betone, daß wir zu dieser Überzeugung hauptsächlich durch besondere und selten wahrnehmbare Fälle der Konjugation geführt worden sind. Ich hebe dies darum hervor, damit nicht jemand aus der kurzen Betrachtung der normal am Bukettpol ablaufenden Konjugation, und der im Gegensatz dazu weitläufigen Beschreibung und reichen Illustration der exzeptionellen Fälle den Eindruck bekommt, daß die Konjugation sich in der Mehrzahl der Fälle nicht am Bukettpol abspielt, und so der Bukettstellung nicht die ihr zugeschriebene Bedeutung zukäme.

ai. Abnorme Zustände (?). Ich möchte endlich nicht unerwähnt lassen, daß ich in einigen Fällen eine so starke Verknäuelung der Konjugationsfigur, ähnlich dem Bilde Fig. 30, Taf. III, getroffen habe, die stark an die synaptischen Bilder andrer Tiere erinnerte. Aus den Bildern kann man nicht entscheiden, ob sie in den betreffenden Fällen auf einem gleichsam vollständigen Versagen des Bukettzustandes beruht, so daß beinahe keine Fäden in der Bukettstellung konjugieren konnten, oder ob sie als Vorzeichen pathologischer Verknäuelung anzusehen ist. — Man kann auch nicht entscheiden, ob man die vielen Fadenenden, die aus solchen Knäueln hervorragen, als solche Teile ansehen soll, die in den Knäuel noch nicht einbezogen worden sind oder als Enden solcher Fadenchromosomen, die sich von diesem Durcheinander der Fäden einen Ausweg suchen. Nur eines scheint mir undenkbar, daß nämlich diese Bilder durch die technische Behandlung oder durch die Präparation entstanden sind, weil solche weder in den leptotänen noch in den diplotänen Bukettfiguren derselben Präparate aufzufinden waren und sich nur auf die Konjugationszeit beschränkten.

aj. Besondere Folgen der Durcheinanderlagerung der Fadenchromosomen.

Obwohl wir nach dem oben erfahrenen den Chromosomenschleifen einen bisher nicht vermuteten Grad von Bewegungsfähigkeit zuschreiben müssen, kommen doch besondere Fälle vor, in denen konjugierende Schleifen ohne Rücksicht darauf, ob zwischen ihren beiden Schenkeln noch andre Fadenchromosomen liegen oder nicht, eine Konjugation ausführen, die von beiden Enden gegen die Mitte fortschreitet, so daß auf diese Weise fremde Chromosomen vollständig eingeschlossen werden.

Die Fig. 49, 50*a*, 51*a* und *b*, und vielleicht auch die Fig. 47, Taf. X, zeigen uns derartige Beispiele, wo in einem geschlossenen Ring oder Spalt, der durch die noch nicht konjugierten inneren Schenkelteile

eines konjugierten Paares gebildet wird, ein andrer Doppelfaden oder sogar mehrere (Fig. 51) eingefaßt worden sind. Besonders klar und überzeugend ist Fig. 50. Von ihm ist denn auch der größte Teil der vorliegenden Arbeit ausgegangen, weil er mich im hohen Maße angeregt hat, den Konjugationsprozeß eingehender zu studieren und zu untersuchen, was für Zustände und Kräfte zu den beschriebenen Ausnahmefällen führen und wie solche Fälle gelöst werden.

In der Fig. 50 ist die Konjugation im Kerne unter den Fäden im vollen Gange. Aber nur drei Paare haben ihre Konjugation ganz beendigt. Die andern Paare, bei denen die Konjugation sich nur zum Teil vollzogen hat, sind in der Fig. 50 *b* einzeln nochmals abgebildet. Ein viertes Paar endlich bildet, da die Konjugation an den Schleifenenden zu stande kam, eine Öse, in der ein fremdes Paar eingefädelt liegt. Es hat mit dem eingeschlossenen Doppelfaden den Bukettpol verlassen, wie das unsern Erörterungen gemäß mit Konjuganten geschieht, denen die Bukettstellung nicht das Gewünschte bietet. Hier kann offenbar an dem freien Platze das eine Paar mit seinem Ringteil dem andern entlang marschieren, und darnach die Konjugation beendigen. Der Fall ist ein treffliches Beispiel dafür, daß ein Chromosomenpaar ein andres mitschleppend den Bukettpol verlassen kann, wenn die Konjugation in der typischen Lagerung verhindert ist.

Ein ähnlicher Zustand ist auch in der Fig. 49 zu sehen. Nur entbehrt hier die Figur der Klarheit, weil sich mehrere diplotäne Fäden unterhalb des durchgefädelten Ringes befinden. Der Zustand wird offenbar auch hier in der Weise gelöst, wie bei der vorigen Figur. Das eine Fadenpaar ist schon gestreckt und das in der Konjugation aufgehaltene rückt schon etwas vom Bukettpol ab, offenbar, um dem andern entlang zu gleiten.

Ein ebenfalls ähnlicher Zustand ist in Fig. 47 abgebildet. Doch konnte ich nicht recht entscheiden, ob auch das linke Ende des halb konjugierten Schleifenpaares schon in die Konjugation eingetreten ist, weil die zwei Schenkel nicht horizontal in der optischen Ebene, sondern schräg übereinander standen. Sie könnten erst auch eine parallele Lage angenommen haben. Zum Auftreten eines derartigen Falles besteht die Möglichkeit auch bei der Fig. 46.

Viel kompliziertere Verhältnisse haben wir in der Fig. 51 *a* und *b* vor uns. Hier sind durch die Öse des konjugierenden Paares nicht nur zwei diplotäne Fäden eingehängt, sondern es ist auch der eine Schenkel des konjuganten Paares selbst miteingeschlossen. Als Ausgangspunkt für den abgebildeten Zustand dürfte eine in der Fig. 51 *c* angedeutete Stellung der Fadenchromosomen im leptotänen Bukett gedient haben.

Es müßte, wie die Fig. 51 *c* zeigt, der eine Schenkel des einen die Öse bildenden Konjuganten den andern von hinten in einem Halbbogen umgangen haben. Das andre homologe Fadenchromosom aber hätte eine normale Bukettstellung. Die rechten Schenkel der zwei eingeschlossenen Paare endlich müssen zwischen den beiden homologen, sie einschließenden Chromosomen gelegen haben. Wenn sich diese sodann in der Richtung der Punktierung einander näherten, so blieben die vier Schenkel oder die daraus entstandenen zwei Paare eingeschlossen. Dieser seltsame Fall, daß ein Konjugant seinen eigenen mittleren Teil in eine von ihm selbst gebildete Öse einschließt, kann — wie aus dem Gesagten hervorgeht — dadurch entstehen, daß andre konjuganten Paare den einen Konjuganten von der Vereinigung mit dem andern zurück hielten.

Daß die Konjuganten sich im Falle der Fig. 51 in einer besonders schwierigen Lage befinden, zeigt uns schon der Umstand, daß die Konjugation unter den andern Fäden längst vorüber ist. Die konjugierten Fadenpaare sind viel dünner geworden als sie in der ersten Zeit der Konjugation gewöhnlich sind. Auffallend ist, daß auch an unserm an der Konjugation verhinderten Paare der hochliegende Schenkel viel dünner geworden ist als der tiefliegende. Das ist sicher durch eine Zugwirkung entstanden und ähnlich wird auch die Linksbiegung auch des tiefliegenden Schenkels zu erklären sein. Trotz aller der Verwicklungen aber wird auch in diesem Falle die Konjugation noch zu Ende geführt werden können. Wir sehen, daß der tiefliegende Schenkel von dem Bukettpol abrückt und so aus dem Ring herausschlüpfen wird. Dann kann der Faden mit seinem Ringe den zwei Paaren entlang gehen und sich vollständig schließen.

Ich kann nicht umhin, auf die große Bedeutung dieser Figur schon hier hinzuweisen. Wir müssen vor allem die Tatsache hervorheben, daß sowohl die konjugierenden Chromosomen, als die andern sechs konjugierten Doppelchromosomen im Bukettzustande, also mit ihren beiden Enden am Bukettpolfeld stehen. Das Bild ist also als Folge einer Konjugation entstanden, und kein Nebengedanke ist diesbezüglich am Platze. Das Bild beweist also von neuem 1. daß die Konjuganten nicht von vornherein nebeneinander stehen, 2. daß sie sich dann wegen des Sichauffindens müssen bewegen können. Außerdem zeigt der Befund den weiteren, bis jetzt von uns nicht viel diskutierten Satz, daß, wenn nicht die zufällig nebeneinander stehenden Chromosomen konjugieren, und wenn sie sich wegen der Vereinigung bewegen müssen, dann für jedes Chromosom sein eigner Partner bestimmt wird, daß also paarweise homologe Chromosomen existieren.

Nach diesen Erfahrungen kann daran kein Zweifel sein, daß in sehr seltenen Fällen auch ganz unlösbare Konjugationsstellungen durch Ineinanderhängen entstehen können. Denken wir z. B. im Falle der Fig. 49 oder 50 wäre der eingeschlossene Doppelfaden nicht seinen beiden Komponenten in den Ring geraten, sondern nur mit dem einen und hätte dann mit seinem Partner zuerst an beiden Enden konjugiert, dann bekämen wir zwei ineinander verhängte Ringe: eine zweigliedrige Kette, wie sie die nebenstehende Textfig. 2 zeigt. Hier kann eine Lösung durch eigene Bewegungen der Chromosomen nicht herbeigeführt werden. Die Konjugation für die betreffenden Partien müßte entweder ausbleiben, oder wenn sie um jeden Preis geschehen muß, ein Faden in dem Hin- und Herziehen reißen und die Ringe dadurch frei werden, wenn nicht erst die Reifeteilung die Lage löst.


Fig. 2.

Einen entsprechenden Fall habe ich nicht gefunden, glaube aber, daß sein Auffinden nur eine Zeit- und Geduldfrage ist. Bei ringförmigen Doppelchromosomen andrer Objekte hat man schon direkt vor der Reifeteilung derartige ineinander verhängte Ringe gefunden. die angeblich beim nachträglichen Schließen der vorher offenen und ineinander geschobenen Ringe entstanden sind.

Meine oben mitgeteilten Beobachtungen haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den interessanten Befunden Boveris (1909, S. 209—212, Fig. 45 bis 47, Taf. XI) an *Ascaris megalocephala univ.* Er hat bei diesem Wurm in fünf Fällen in der Äquatorialplatte ineinander verhängte Chromosomenschleifen gefunden. Wie die Tochterchromosomen in solchen Fällen verteilt werden, hat er nicht beobachten können. Nachdem wir eine große Bewegungsfähigkeit der Chromosomen bei unsrem Objekte — zwar in andern Stadien — gefunden haben, könnte man annehmen, daß sich die Schleifen auch bei *Ascaris* durch Bewegung von diesem Zustande befreien können. Wenn sie aber durch die Zugsfasern der Spindel so stark befestigt sind, daß eine seitliche Bewegung der Schleifen unmöglich ist, daß sie also ein unserer zweigliedrigen Kette vergleichbares System darstellen, dann könnte die Lage nur durch Reißen des einen Tochterchromosoms gelöst werden.

b. Sind die untereinander konjugierenden Fadenchromosomen gleich lang, d. h. homolog?

ba. Allgemeine Beweise.

Wir haben bei der Erörterung des leptotänen Schleifenbuketts schon festgestellt, daß unter den Fadenchromosomen zwei Garnituren von jeweilen gleichen Längenstufen nachzuweisen sind, und daß die relativen Längenverhältnisse dieser paarweise gleich abgestuften Chromosomen, speziell das Verhältnis zwischen den längsten und kürzesten Paaren ungefähr denen der ovogonialen und der somatischen Chromosomen entspricht. Hier bleibt uns nun übrig nachzuweisen, daß diese gleich langen Chromosomen wirklich untereinander konjugieren und damit dem, der meinen oben mitgeteilten Längenangaben keine Beweiskraft zuschreiben will, überhaupt zu zeigen, daß es paarweise gleich lange Chromosomen auch unter den Konjuganten gibt.

Ich habe die Erörterung dieser Frage, die ich schon früher hätte machen können, darum hieher verschoben, damit der Leser, nachdem er die komplizierten Zustände, die in der Bukettstellung beim Auftreten der Konjugation existieren, und die Beobachtungen über die starken Ortsbewegungen bei den Chromosomen kennen gelernt hat, selbst fragen muß, wozu diese auffallende Hin- und Herwanderung der Chromosomen dienen könnte, wenn nicht schon zum voraus bestimmte Chromosomen zusammentreffen müssen, wenn es gleichgiltig wäre, welche Fäden zusammenkommen. Wir müssen uns schon der Ortsveränderungen der Chromosomen wegen auf einen skeptischen Standpunkt gegenüber der Möglichkeit einer ungeregelten Konjugation stellen. Ganz abgesehen davon aber finden wir in der Betrachtung und Berücksichtigung der Längendifferenzen unter den Chromosomen eine sehr wichtige allgemeine Stütze dafür, daß zusammengehörige Chromosomenpaare existieren müssen, deren Komponente zur gegenseitigen Konjugation voraus bestimmt sein müssen. Wir brauchen nur darauf hinzuweisen, daß die längsten Fäden eben so dick wie die kürzesten nur etwa halb so lang sind, und daß ihre Chromiolen in ganz gleicher Entfernung wie bei kurzen Schleifen voneinander stehen. Käme also eine Konjugation unter Chromosomen von größtem Längenunterschied zustande, so müßte das doppelt so lange — weil ein Doppelchromosom immer aus gleich langen Hälften besteht — sich auf die Länge des kürzeren abkürzen; dann bekämen wir aber einen Doppelfaden, dessen eine Komponente doppelt so dick ist und mit doppelt so vielen Chromiolen versehen sein müßte, als die andre. Da so etwas nie vorkommt, können wir

schon aus diesem Grunde eine Konjugation ungleicher Chromosomen ausschließen.

Wenn ungleich lange Chromosomen überhaupt konjugieren, müßten wir dies unbedingt auch direkt beobachten können. Wir wissen, daß die konjugierenden Fäden zuerst nur an ihren Endpartien zusammenkleben, während die übrigen Teile noch frei laufen. Ich habe aber nie eine Ungleichheit unter den freien Schenkeln der erst auf kurze Strecken verklebten Paare gefunden. Und ich glaube, diese Feststellung ist der stärkste Beweis dafür, daß es paarweise gleich lange Chromosomen gibt, die sich als homologe miteinander verbinden. Betrachten wir in dieser Hinsicht die recht demonstrativen Bilder der Fig. 28 *a* und *b* (links), 34 (links), 36 (das eine noch nicht konjugierte Paar), ferner Fig. 39, 40, 46 (Taf. VIII—X) und die speziell als Belege für diesen Abschnitt gezeichneten Fig. 52—55, Taf. X. Man sieht überall, und besonders klar dann, wenn die freien Schenkelteile parallel oder außerdem auch in einer optischen Ebene verlaufen, daß die Komponenten auf das genaueste gleich lang sind. — Aus diesen Tatsachen kann man, glaube ich, darauf schließen, daß die Komponenten auch vorher gleich lang waren.

Aus diesen Feststellungen fällt auch auf die Lage und Bewegungsfähigkeit der Chromosomen vor der Konjugation neues Licht. Wenn wir nämlich sehen, daß die freien Schenkel eines Konjugantenpaares aus entfernten Teilen des Kernraumes zusammenlaufen, wie das unter andern auch durch die Fig. 29 *b*, 31 *b* und 33 *b*, gezeigt wird, dann können wir mit Recht behaupten, daß die homologen Chromosomen nicht nebeneinander standen und bloß durch die Bewegungsfähigkeit in die nötige Nähe gerieten.

bb. Besondere Beweise durch die mehrpoligen Mitosen.

Äußerst wichtige und interessante Beweise haben mir für die Homologie und Nichthomologie der Fadenchromosomen auch die mehrpoligen Mitosen, bzw. die daraus folgende unrichtige Verteilung der Chromosomen gegeben. Bei *Dendrocoelum* treten nämlich sehr oft in der letzten ovogonialen Mitose, die zur Bildung der Oocyten führt, Anomalien auf. Drei-, vier-, sogar fünfpolige Mitosen sind keine Seltenheiten.

Ein vierpoliges Teilungsbild zeigt die Fig. 56, Taf. X. Die Chromosomen werden bekanntlich immer nur in zwei Hälften geteilt, und so treten bei *Dendrocoelum* auch in einer mehrpoligen Mitose nur 28 Tochterchromosomen auf, die unter drei bis fünf Pole verteilt werden. Nachdem in unsern Fällen die Teilungszentren nie gleichstark sind — was aus der verschiedenen Größe der Zentrosomen zu schließen ist — werden die

Chromosomen auch nie gleichmäßig verteilt. Dies sehen wir aus Fig. 56, Taf. IV, die aus einem nach ZENKER konservierten Schnittpräparat stammt. In der Hauptebene der Figur liegen nur drei Zentrosomen. Ein viertes, viel kleineres liegt unter der rechten Tochterplatte, von dem mit + bezeichneten Chromosom überdeckt. Die mehrpoligen Mitosen führen in unsern Fällen nie zu der der Zentrenzahl entsprechenden Zahl von Tochterzellen, sondern es findet meistens eine den zwei mächtigsten Zentren entsprechende Zweiteilung statt. Oft bleibt auch diese aus. Trotzdem aber werden immer so viel Kerne gebildet, als Zentren tätig waren. So findet man zwei-, dreikernige Zellen, auch wenn eine Teilung des Zellkörpers stattgefunden, oder vier- bis fünfkernige, wenn keine solche sich vollzogen hat. In meiner früheren Arbeit (1913) zeigte Fig. 11, Taf. IV, eine derartig entstandene vierkernige Zelle.

Nach BOVERIS grundlegenden Untersuchungen aus dem Jahre 1888 führt der mitotische Apparat, wenn es mehr als zwei Zentren gibt, weder zu einer gleichmäßigen Verteilung noch zu einer Auswahl der Chromosomen, z. B. in der Richtung, daß die homologen Chromosomen nur zu einem bestimmten Pol hingezogen werden. Die Spindelfasern greifen blindlings die nächststehenden Tochterchromosomen an und ziehen diese zu ihrem Pol heran. Weil nun aber nach unsern Feststellungen die homologen Chromosomen in der Äquatorialplatte nicht nebeneinander stehen, können bei mehrpoligen Verteilungen sehr leicht die für uns äußerst wichtigen Fälle auftreten, daß die gleich langen Chromosomen in verschiedene Kerne geraten.

Solche Fälle zeigen uns außer Fig. 56 auch die weiteren Fig. 57 *a* und *b* und 58, Taf. XI, verwirklicht. Für unsre Betrachtung werden diese Fälle dann besonders wichtig, wenn ein Zentrum nicht e i n e, sondern mindestens z w e i partnerlose Chromosomen zu sich hergezogen hat. In der Fig. 57 *a* und 57 *b* sehen wir in dem linken Kern die (beiden Figuren zeigen die Kerne der gleichen Zelle von oben und von unten gezeichnet[1]) neben den zwei dicken schon konjugierten Doppelfäden zwei dünne, nicht konjugierte Fadenchromosomen. Das auffallende und äußerst wichtige ist hier für uns, daß diese Fadenchromosomen sehr ungleich lang sind. Die zweite Tatsache ist, daß sie nicht konjugiert haben, die dritte,

[1]) Ich muß erklären, warum diese Figur zweimal und zwar spiegelbildlich gezeichnet ist. Ich habe das Bild zuerst in einem Boraxkarmin-Methylenblaupräparat gefunden. Ich habe es daraus so genau, wie es die Färbung erlaubte, der Fig. 57 *b* entsprechend abgebildet, um mir das Bild auf alle Fälle zu sichern. Darauf habe ich das Präparat mit Eisenhämatoxylin umgefärbt und zwischen zwei Deckgläschen eingeschlossen, um das Bild auch von der Hinterseite zeichnen zu können.

daß einer Konjugation hier keine physikalischen Hindernisse im Wege stehen, und bei der kleinen Zahl der Chromosomen auch kaum gestanden haben können. Sie hätten also längst die Konjugation ausführen können, um so mehr, weil die andern zwei Paare diesen Akt schon längst hinter sich haben, was uns die Dicke der Fäden und die schon geteilten Zentriolen (es sind schon vier vorhanden) verraten. Es bleibt also nichts andres übrig, als in diesem Falle einen über jeden Zweifel erhabenen Beweis dafür zu sehen, daß wir in den zwei sehr ungleich langen Fadenchromosomen essentiell verschiedene, nicht homologe Chromosomen vor uns haben, die nicht miteinander konjugieren können.

Der auf der rechten Seite der Figur liegende Kern zeigt ähnliche Verhältnisse, nur mit dem Unterschiede, daß hier fünf konjugierte Paare zu treffen sind. Außer diesen liegen wahrscheinlich noch zwei univalente Fäden am Bukettpol so verwickelt zwischen den andern — offenbar auf der Suche nach dem Partner —, daß ihr Verlauf und ihre Endigungen nicht recht feststellbar waren. Ohne Zweifel sind diese zwei Fäden die Partner der in dem linken Kern befindlichen zwei Fäden.

In der Fig. 58, Taf. XI, sehen wir den weiteren merkwürdigen, aber nicht so wichtigen Fall, daß infolge der abnormen Mitose ein einzelnes Fadenchromosom partnerlos geblieben ist. Dafür aber liefert dieser Kern einen unumstößlichen Beweis dafür, daß in der mehrpoligen Mitose die zur gegenseitigen Konjugation bestimmten homologen Chromosomen wirklich getrennt werden können. Somit bekräftigt und vervollständigt die Beweiskraft des linken Kernes in der Fig. 57 die oben ausgesprochene These. Und irgendein Bedenken, ob homologe Chromosomen nicht für einen bestimmten Pol abgestimmt sind, kann nicht bestehen. Wichtig sind die Verhältnisse in diesem Kern auch deswegen, daß, wenn jemand durch nicht voraussehbare Interpretation die Möglichkeit einer Faltung, d. h. einer nachherigen Längskonjugation vorher endweise verklebter Chromosomen bei *Dendrocoelum* aufzuwerfen versuchen würde, dieser Fall deren Möglichkeit a priori ausschließt.

Wenn wir an der Hand einer schematischen Textfigur erläutern wollen, wie jene Teilungsfigur sein mußte, aus der eine der Fig. 57 entsprechende Verteilung der Chromosomen resultierte, so existiert für uns kaum eine andre Kombinationsmöglichkeit als wie sie die Textfig. *C* zeigt. In dem Schema sind die sieben homologen Chromosomenpaare mit sieben Buchstaben (*a*—*g*) bezeichnet. Jedes Paar hat also für sich gleiche Buchstaben, die aber untereinander durch den Index (z. B. a_1 a_2) unterschieden wurden. Das linke Schema zeigt die Teilung in der Metakinese

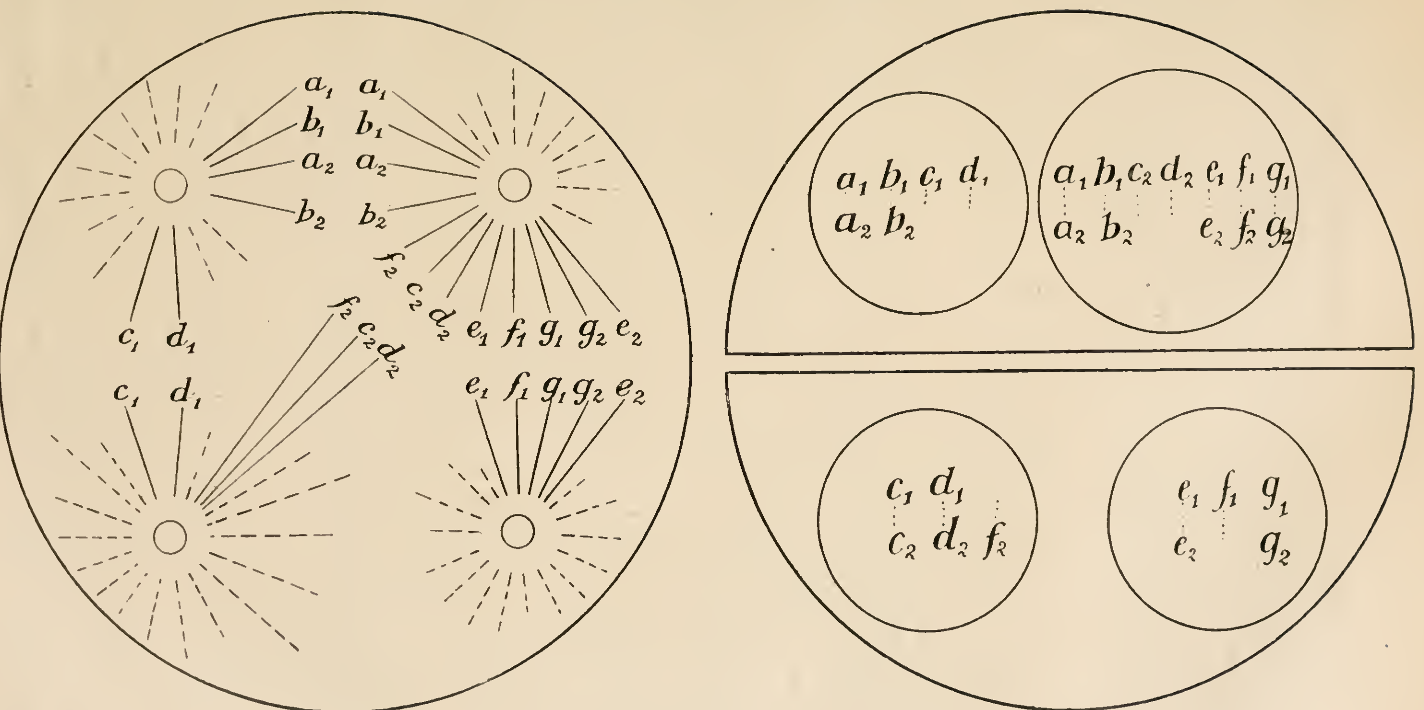

a1 a1
b1 b1
a2 a2
b2 b2
f2 c2 d2 e1 f1 g1 g2 e2
c1 d1
f2 c2 d2
c1 d1
e1 f1 g1 g2 e2
a1 b1 c1 d1
a2 b2
a1 b1 c2 d2 e1 f1 g1
a2 b2 e2 f2 g2
c1 d1
c2 d2 f2
e1 f1 g1
e2 g2

Fig. 3.

mit zwei Tochterplatten; die sich hier gegenüberstehenden Buchstaben (wie a_1, a_1 oder $\frac{e_1}{e_1}$) bezeichnen also Schwesterchromosomen. Bei der Durchführung der mehrpoligen Teilung gelangen zu den oberen zwei Zentren des Tetrasters (Fig. links) die Chromosomen in einem Bestand, wie er der Fig. 57 entspricht. Diese ist in der oberen Hemisphäre des rechten Bildes schematisiert und zwar mit entsprechender Lage der Kerne.

Der Pol rechts und der ihm entsprechende Kern bekommt dabei fünf Paare und zwei Einzelfäden, zusammen also zwölf Chromosomen. Hier fehlen nur gerade die Partner der zwei Einzelchromosomen. Er muß also unter den 14 Tochterchromosomen sämtliche sieben Qualitäten enthalten, und zwar fünf paarweise, zwei aber nur in der Einzahl. Diese einzelnen Homologen sind im rechten Kerne durch c_2 d_2 bezeichnet. Es ist klar, daß ihre fehlenden Homologa, die c_1 d_1 nicht in die den rechten Pol umkreisende Chromosomenreihe geraten können, denn dann bekäme auch der rechte Pol von den Tochterchromosomen, sondern die c_1 und d_1 müssen entweder zwischen die zwei linksstehenden oder die zwei unteren Pole eingestellt werden. Weil wir aber mit dem links oben stehenden Teilungszentrum, bzw. mit dem in seinen Wirkungsbereich gehörigen Chromosomen den linken Kern der Fig. 57 erklären wollen, können wir die Chromosomen c_1 und d_1 bloß zwischen die zwei linken Teilungszentren einstellen. Infolgedessen bekommt der Kern links oben zwei Paare homologer (a_1 a_2 und b_1 b_2) und zwei Einzelchromosomen (c_1 und d_1).

Warum ich weiterhin in Fig. *C* (links) die untere Tochtergruppe der Chromosomen (f_2 c_2 d_2 e_1 f_1 g_1 g_2 e_2) in der gegebenen Weise auf die zwei Zentren verteilt habe, wo ich diese auch beliebig anders hätte gruppieren können, erhellt aus Fig. 58. Die unteren zwei Kerne in dem rechtsstehenden Schema geben nämlich jedes für sich die Chromosomenkombination des Kernes in der Fig. 58: fünf Chromosomen mit zwei Paaren und ein Einzelfaden. Diese Zelle (Fig. 58) habe ich nämlich zusammen mit der Fig. 57 in einem und demselben Ovarium gefunden. Es ist also leicht möglich, daß beide Schwesterzellen einer mehrpoligen Figur sind. Ich wollte also in der gegebenen Chromosomenverteilung diese Möglichkeit realisieren. Ich will übrigens nicht unterlassen zu bemerken, daß neben vierpoligen auch dreipolige Figuren auftreten. In diesem Falle würden bei einer Verteilung auf die oberen Pole wie in Schema Fig. 3, den dritten Pol (der unten in der Figur liegen würde) fünf Paare von homologen treffen, nämlich $\frac{c_1\ d_1\ e_1\ f_1\ g_1}{c_2\ d_2\ e_2\ f_2\ g_2}$. Ein partnerloses Chromosom

wäre am unteren Pol dann nicht vorhanden. Auch diesen Fall habe ich realisiert an einer Zelle aus einem andern Ovarium gefunden.

Ich will noch weiterhin kurz bemerken, auf die Frage werde ich in der nächsten Zeit eingehen, daß diese Kerne mit der abnormalen Chromosomenzahl die Phase der Eusyndesis normal durchlaufen. Sie gelangen auch in die zweite Wachstumsperiode, in den chalasthosyndetischen Zustand der Chromosomen. Sehr selten kommt es vor, daß die Schleifen schon während des Buketts in eine Scholle zusammenschrumpfen, wie das der rechte Kern der Fig. 58 zeigt.

c. Die Heteropolie der Chromosomen.

Als letzte Frage auf morphologischem Gebiete haben wir schließlich noch zu beantworten, ob in der Konjugation nur bestimmte Enden der Chromosomen sich aneinander legen können, oder es gleichgiltig ist, welche Enden je zwei homologer Chromosomen zuerst konjugieren. Mit andern Worten lautet die Frage: Sind die Chromosomen der Länge nach heteropol oder sind sie an ihren beiden Schenkeln symmetrisch gebaut? Ich glaube, sämtliche Vorstellungen über den Bau der Chromosomen, und über ihren Teilungsmechanismus führen notgedrungen zu der Auffassung, daß in einem Chromosom, wenn es überhaupt aus verschiedenwertigen Teilen aufgebaut ist, die Teile asymmetrisch aneinander gereiht und nicht etwa in doppelter Zahl von der Mitte des Chromosoms gegen beide Enden symmetrisch auftreten. Wäre ein Fadenchromosom an seinen beiden Enden symmetrisch gebaut, so könnten vielleicht schon diese zwei Schenkel untereinander konjugieren oder aber beide Schenkel einer Schleife mit nur einem eines andern Chromosoms die Konjugation eingehen, in der Weise, daß in einem Querschnitt drei Schenkel verklebt getroffen wären.

Der glückliche Umstand, daß die Fadenchromosomen unserer Oocyten aus verschieden großen Chromiolen aufgebaut sind, und diese in den konjugierten Paaren einander immer gegenüber liegen, erlauben uns diese Frage zu entscheiden. Die Fig. 61 und 62, Taf. XI, zeigen uns außerordentlich deutlich, daß in den diplotänen Paaren die großen Körnchen asymmetrisch auf die Schleifenlänge verteilt sind. Hier sehen wir klar, daß die Komponenten der Paare in umgekehrter Lage der Enden nicht eine Konjugation eingehen könnten, weil dann ungleich große Körnchen aufeinander treffen würden. Wir müssen uns außerdem, wodurch die Beweiskraft der beiden Figuren noch gesteigert wird, darauf erinnern, daß den größeren Körnchen des einen Konjuganten gleich große im andern Konjuganten von vornherein entsprechen. Wir haben dies an der Hand der Fig. 40 nachweisen können. — Man könnte vielleicht daran denken,

daß große Körnchen in der einen Schleife, wenn sie bei einer verkehrten Konjugation nicht auf gleich große Partner der andern Schleife treffen, die Bildung entsprechend großer Körnchen hervorrufen. Dann müßten aber während der Konjugation zwei symmetrische Paare großer Körnchen zu finden sein, und eine symmetrische Körnelung der beiden Schenkel hätte — wäre sie vorhanden — meiner Beobachtung nicht entgehen können.

Wie weit verbreitet und inwiefern eine Heteropolie der Chromosomen im asymmetrischen Bau der diplotänen Chromosomen zum morphologischen Ausdruck kommt, bleibt ausgedehnten Untersuchungen vorbehalten.

Nicht unbemerkt will ich lassen, daß auch die Hakenform der metakinetischen Chromosomen (Baltzer 1909) nur bei der Annahme einer Heteropolie derselben verständlich ist. Die Stelle der Angreifbarkeit der Chromosomen durch Zugfasern ist nämlich nach Boveri eine Spezifizität jedes Chromosoms. Liegt sie asymmetrisch und bekommt infolge dessen das Chromosom eine Hakenform, so ist es ein heteropoles Gebilde.

d. Die Konsistenz der Chromosomenfäden.

Um auf alle Umstände Rücksicht zu nehmen, mag endlich auch jene Frage aufgeworfen werden, ob die Konjugationschromosomen überhaupt diejenige Konsistenz haben, die für die von mir beschriebenen Bewegungen nötig ist. — Man prüft die Konsistenz irgendeines Stoffes im praktischen Leben durch die Widerstandsfähigkeit seines Materials gegenüber einer Zugwirkung. Eine solche Prüfung läßt sich für unsere Chromosomen auf Grund einer zufällig gemachten Beobachtung durchführen. Beim Herstellen von Aufstrichpräparaten wurden gelegentlich einzelne Zellen durch das Zerzupfen selbst oder das Aufstreichen auf das Deckglas irgendwie in die Länge gezogen. Fig. 59 *a*, Taf. XI, zeigt eine solche Zelle und Fig. 59 *b* eines der in ihr enthaltenen Fadenchromosomen — wegen des Vergleiches — in gleicher Vergrößerung wie Fig. 22 und 23. An diesen und an entsprechenden, aber noch krasseren Figuren ist merkwürdig, daß die ausgezogenen Fäden weder zerrissen noch von dem Orientierungspol abgezogen sind. Die Bilder zeigen uns deutlich, daß die Fesselung an das Polfeld von nicht ganz geringer Stärke sein muß und daß die Fäden einen gewissen Grad der Konsistenz haben müssen, wenn sie der Zugwirkung, Verlängerung und Dehnung nachgeben ohne zu zerreißen. Das angeführte Bild, wo nur eine geringe, aber nicht unbeträchtliche Verlängerung der Fäden eingetreten ist, habe ich der leichten Analysierbarkeit halber gewählt. Man bekommt aber hie und da Bilder, die für eine unglaubliche Dehnbarkeit der Konjugationschromosomen durch mechanische Eingriffe sprechen.

B. Das diplotäne Schleifenbukett oder der eusyndetische Zustand der Paare.

So lange dieses wichtige Stadium dauert, haben wir wenig von ihm zu sagen.

Auf die lange Dauer können wir aus der außerordentlichen Häufigkeit dieser Figuren schließen. Sie geht auch daraus hervor, daß das Tier von dem Erscheinen der ersten diplotänen Figuren bis zum Auftreten der darauf folgenden ersten Schistonemen[1]) im Ovarium ein Wachstum von mehreren Wochen, vielleicht Monaten braucht.

Ich möchte mit Rücksicht auf die wichtigen und vielseitigen Veränderungen, die sich in den Oocyten abspielen, diese lange dauernde eusyndetische Bukettfigur, trotz ihrer wenig auffallenden morphologischen Veränderungen nicht als ein Ruhestadium der konjugierten Fadenchromosomen, sondern als einen Zustand der submikroskopischen Veränderungen betrachten. Beweise dafür können wir freilich nicht beibringen, ich kann aber nicht glauben, daß ein so charakteristischer Zustand der Fäden bedeutungslos wäre.

Die wenigen Veränderungen, die an den konjugierten Paaren sich abspielen, habe ich schon 1913 (S. 77—81) beschrieben. Das damals Gesagte erläutern meine jetzigen Fig. 62, 63, 64, 65, Taf. XI, vollständig. Die Fig. 63 zeigt ein diplotänes Bukett gleich nach der Konjugation mit deutlichem Ausdruck der biserialen Anordnung der Chromiolen und der als Längslichtung bestehenden Konjugationsebene. Wo die Konjugationsebene senkrecht zum Gesichtsfeld steht, sieht der Beobachter — wie ich das weiter oben schon einmal auseinander setzte — runde Chromiolen, wo aber die Schleifenpaare von der Schmalseite zu sehen sind, wo also die Konjugationsebene parallel zum Gesichtsfeld liegt, dort stehen die Chromiolen als Querstriche vor uns. In der Fig. 62 z. B. liegt — es ist allerdings ein späteres Stadium — das ganze Paar in einer solchen Seitenansicht.

In wenig späteren Stadien tritt eine zur Konjugationsebene senkrecht stehende Spaltung auf, die als eine sekundäre Längslichtung zu beobachten ist. Sie ist die in der Literatur oft besprochene eigene prophasische, oft auch erst angedeutete Spaltung des Einzelchromosoms. Wenn diese sekundäre Längslichtung erschienen ist, so sieht man in einer seitlich betrachteten Bukettfigur keine querstrichige Fäden, sondern nur doppeltpunktierte, weil diese zweite Längslichtung auch die Chromiolen einschnürt. Man kann jedoch bei genauem Zusehen die Konjugationsebene von der

[1]) Gleich Strepsinema der Diakinese.

sekundären Ebene unterscheiden, weil die erste scharf, die letztere aber nur undeutlich hervortritt, und vor allem die Chromiolen nicht in zwei Hälften teilt. Noch deutlicher ist aber der Unterschied zwischen beiden Ebenen an den optischen Querschnitten der Paare wahrnehmbar. An den Querschnitten sind solche Paare viergeteilt, die eine Teilungsrichtung tritt aber hier im Vergleich zu den Seitenansichten viel schärfer hervor, weil hier, wo das Licht die Chromosomen der Länge nach durchmißt, die größere Lichtabsorption in der sekundären Längslichtung viel stärker zur Geltung kommt, als in der Konjugationsebene. Es ist leicht einzusehen, daß die Unterschiede der Lichtabsorption zweier gleich dicker, aber verschieden stark gefärbter Medien um so größer werden, je länger der Weg des Lichtes ist. Ohne Betrachtung der Querschnittsbilder der Doppelfäden könnte man eigentlich nie entscheiden, ob eine sekundäre Längslichtung wirklich anwesend ist, denn die Seitenansichten verraten nur so viel, daß nicht sämtliche Doppelfäden gleich stark längsgelichtet sind. Erst an Querschnittsbildern sieht man, daß die zwei Arten von Längslichtungen am gleichen Fadenpaar vorhanden sind, und daß die sekundäre Lichtung nie so stark wie die Lichtung in der Konjugationsebene wird.

Die sekundäre Längslichtung wird später rückgebildet und in einem Stadium der Chromosomen, wie es in der Fig. 62 zu sehen ist, sieht man ihre Spur nur noch an der Zweiteilung der größeren Chromiolen.

Diese Erscheinung, daß nämlich die Spaltungsebene der Einzelchromosomen senkrecht auf der Konjugationsebene steht, ist als ein sehr wichtiges Moment zu betonen. Sie beweist nämlich, daß in der Konjugation beide Tochterelemente der Einzelchromosomen unvermittelt teilnehmen.

Während die Spaltung der Einzelchromosomen eintritt, und als ein frühzeitiger Versuch auch rückgängig gemacht wird, verlängern und verdünnen sich die diplotänen Fäden auffällig. Wir brauchen, um dies zu erfahren, nur einen Blick auf die Fig. 63 und 64, Taf. XI, zu werfen. Die Fig. 64 bezeichnet ein Stadium, wo die sekundäre Längslichtung vollständig verschwunden, die primäre aber scharf ausgebildet ist. Mit der Verlängerung der Fäden werden nämlich auch die Chromiolen in der Längslichtung der Paare ausgezogen und zugleich verlieren die Paare auch den Spitzenbesatz, die die Fig. 63 noch zeigt.

Nach diesem Zustand nähert sich das Bukett seiner Auflösung. Als ein Vorzeichen dieses Prozesses ist das Undeutlichwerden der Chromiolen zu betrachten. Ich glaube, diese Gebilde haben ihre wichtige Rolle ausgespielt, und sie werden allmählich rückdifferenziert. Wie die Fig. 65.

Taf. XI, zeigt, verschwindet auch die paarweise Anordnung der Körnchen an den meisten Fäden. Ihre Anwesenheit zeigt sich später nur noch in einer undeutlichen Körnelung der Schistonemen. Als bemerkenswert sei noch beigefügt, daß manche Körnchen dick und groß werden und eine Anschwellung der Schleifenpaare verursachen. Sie heben sich dabei auch an der Oberfläche der Paare scharf ab.

Wie ich 1903 ausführte, geht die Desorientierung der Fäden mit ihrer Spaltung Hand in Hand. Ich habe auch jetzt Bilder gesehen, wo viele Paare noch im Bukettzustand und schon gespalten waren und andre, wo sämtliche Paare desorientiert und noch keine gespalten waren.

Weder die Desorientierung noch die Spaltung tritt plötzlich für sämtliche Fäden oder in der ganzen Länge eines Paares ein. In der Fig. 65 sind z. B. sämtliche Fäden desorientiert, und das unten in der Querrichtung tief liegende Paar ist an drei Stellen gespalten, während an dem oberen, in gleicher Orientierung liegenden und ähnlich an einem dritten, in der Mitte des Bildes nach oben ziehenden Paare noch gar keine Spaltung zu bemerken ist. Was die Spaltung selbst anbelangt, müssen wir zwei äußerst wichtige Feststellungen hervorheben, einerseits, daß die Spaltung anfänglich nur an einigen kurzen Strecken in einem plötzlichen und starken Auseinanderweichen der Fäden sich kundgibt, so daß die Doppelfäden wie durchlöchert aussehen und anderseits, daß die Spaltung in der Längslichtung auftritt, oder, wo sie aufgetreten ist, kontinuierlich in die scharfe Längslichtung der noch nicht gespaltenen Strecken verfolgbar ist. Diese Längslichtung ist identisch mit der seit der Konjugation niemals vermißten Konjugationsebene, die auch an den noch nicht gespaltenen Paaren in voller Stärke hervortritt. Wir können damit für *Dendrocoelum* als sichere Tatsache betrachten, daß die Konjugationsebene zugleich die Spaltungsebene der Paare ist. Da die sich spaltenden Schleifenpaare gegenüber den konjugierenden außerordentlich viel dünner sind, können bei *Dendrocoelum* Spaltungs- und Konjugationsbilder nicht verwechselt werden. Leider ist die Fig. 65 in der Hinsicht nicht gut ausgefallen. Sie zeigt nur undeutlich die Dünnfädigkeit der sich spaltenden Paare gegenüber der der konjugierenden. Sie zeigt aber gut die auffallende Verlängerung der Doppelfäden und die Fällen drei-, viermaliger Unterbrechung der Spaltung, was an Konjugationsbildern nie geschieht. Doch findet man, wenn die Konjugation von beiden Enden gegen die Mitte zu vorschreitet, nur eine innere Öffnung oder höchstens zwei Öffnungen, wenn z. B. in den nur einmal getroffenen Fig. 41 und 42, Taf. IX, die Enden und die Mitte früher konjugiert als die übrigen Partien.

Wir haben bisher die inneren Veränderungen der diplotänen Bukettschleifen verfolgt. Damit haben wir aber die Erscheinungen nicht ganz erschöpft. Ich habe 1913 bei Besprechung der inneren Umwandlungen die Bemerkung gemacht, daß an den Schleifenenden eine bemerkbare Chromatinansammlung stattfindet. Meine neueren Präparate geben keine Berechtigung dafür, daß wir eine morphologisch nachweisbare Chromatinwanderung gegen die Schleifenenden annehmen. Ich war damals zu dieser Feststellung einerseits durch schlechte Fixierung, bei der die Enden der Schleifen verkleben, und diese infolgedessen dick erscheinen, anderseits durch den Umstand verführt worden, daß große Chromiolen meistens an den Schleifenenden auftreten. Diese können Abkömmlinge der früheren knopfartigen Endanschwellungen der Leptonemen sein, die während der Orientierung auftreten.

In diesem Zusammenhang möchte ich eine technisch interessante Frage besprechen, die sich auf das Erhalten der beschriebenen Strukturen der Diplotänefäden bei *Dendrocoelum* durch verschiedene Fixierungsmittel bezieht. Der uns schon bekannte Doppelbau der Diplonemen wird durch sämtliche Osmiumgemische gut erhalten und ist auch nach Fixierung in Zenkerschem Gemisch gut zu sehen; mit Sublimatgemischen dagegen wird er sehr undeutlich, oder wie die Fig. 60, Taf. XI, zeigt, vollständig verwischt. Die Fig. 32*a*, 36*a*, Taf. IX, 45*a*, 46, 48, 50*a*, 51*a*, Taf. X, 57, 58 und 60, Taf. XI, sind nach Sublimatpräparaten gezeichnet worden. Präparate nach Zenkerschem Gemisch habe ich nicht abgebildet.

Es ist für uns sehr wichtig zu entscheiden, in welchem Maße in unsren Fällen die wirkliche Struktur bei Osmiumgemischen und Sublimatgemischen erhalten bleibt. Würden nämlich die Sublimatpräparate der Wahrheit entsprechen, so ständen wir vor viel gewaltigeren Veränderungen der Konjuganten, als wir besprochen haben. Das Verschwinden der Längslichtung an der Konjugationsebene und damit das Verschwinden des Doppelbaues der syndetischen Chromosomen bedeutete nicht nur eine vollständige Verschmelzung der Paare, sondern auch die Möglichkeit einer Durchmischung der Bauteile der Chromosomen. Mit einem Worte würden dann Mixochromosomen, wie sie von Bonnevie (1908), von Vejdovsky und Winiwarter et Sainmont bei manchen Tieren beschrieben worden sind, entstehen, bei denen wir nicht mehr behaupten dürfen, daß die Konjugationsebene später zur Spaltungsebene wird. In diesem Falle würden alle unsre Figuren nach den Osmiumpräparaten Artefakte aufweisen.

Es ist aber kaum wahrscheinlich, daß aus einem für normal angenommenen Zustande, wie ihn z. B. die Fig. 60 zeigt, auf Grund von Arte-

fakten so schön regelmäßig aufgebaute Bilder, wie Fig. 63 und viele andre Figuren entstehen können. Außerdem aber gibt es ganz sichere Argumente, die direkt beweisen, daß die Sublimatpräparate, besonders wenn sie bei höherem Wärmegrad verwendet werden, die Struktur verwischen. Auch Anhänger der Mixochromosomen nehmen zuerst einen Doppelbau der Chromosomenpaare an, sie behaupten nicht, daß die Paare schon in dem Zustande der ersten gegenseitigen Berührung, wie ihn klar Fig. 37, 39, Taf. IX, und 55, Taf. X, zeigen, unmerklich zusammenschmelzen. Die mit warmem Sublimat fixierten Präparate aber zeigen auch schon an den halb konjugierten Paaren die Doppelstruktur nur sehr verwischt oder gar nicht, so daß man statt einer Fig. 39 eine den schematischen Fig. 36 *b* oder 45 *b* entsprechendes Bild bekommt. Den wahren Verhältnissen kann dies unmöglich entsprechen. Wir müssen annehmen, daß die Osmiumpräparate der wahren Struktur entsprechen, um so mehr weil auch die Zenker-Präparaten einen lange dauernden Doppelbau der syndetischen Bukettchromosomen aufweisen.

Die Ursache der starken Strukturveränderungen nach den Sublimatgemischen kann man deutlich darin erkennen, daß die Chromiolen durch die nicht geeigneten Fixierungsmittel aufgeschwollen sind, und daher sowohl die innere Struktur der Einzelchromosomen wie auch ihre gegenseitige Abgrenzung in den Paaren verschwindet.

Es ist bemerkenswert, daß ein ungefähr ähnliches Resultat, wie mit den Sublimatfixierungen auch nach Osmiumpräparaten erreichbar ist, wenn man die Giemsa-Färbung, womit bei gewöhnlicher Anwendung die schönsten doppelt strukturierten Paare herauskommen, in der Weise verändert, daß man mit einem einprozentigen Ammoniummolybdänat vorbeizt. Bei normal ausgeführter Giemsa-Färbung entstehen schön differenzierte Bilder, wobei die Chromiolen und ein vielleicht dichterer axialer Teil der Konjuganten sich etwas stärker färben als die oberflächlichen Teile. Daher stehen die Hälften in solchen Bildern gewissermaßen lose nebeneinander, wie wenn die Konjugation nicht ganz innig wäre, wie die Fig. 61, 63 und 65, Taf. XI, trefflich zeigen. In den mit Molybdän vorbehandelten Fäden aber bekommt das Chromatin eine ganz gleichmäßige Tinktionsfähigkeit, so daß sie — mindestens bei jenem Grad der Differenzierung in Alkohol, die mir nötig war — keine Körnchenstruktur — auch in dem leptotänen Zustand nicht — aufweisen. In den tief violettblauen Fäden treten nur Knötchen hervor, wo die Chromiolen zu suchen wären. Daher kommt es, daß in diesem Falle die diplotänen Fäden nur eine sehr schwache Längslichtung und nur seltenerweise hervortretende Doppelpunktierung aufweisen. Eine Destruktion der Fäden aber findet

dabei nicht statt. FLEMMING-Präparate, deren Chromiolen mit Molybdänbehandlung und GIEMSA nicht dargestellt werden, also eine Chromatindestruktion vortäuschen, zeigen bei Molybdän und Toluidinblau die Chromiolen recht gut auf (Fig. 28 und 31).

Nach dieser Abschweifung auf wichtige technische Gebiete kehren wir zur weiteren Betrachtung unserer normalen Figuren nach der GIEMSA-Färbung zurück.

Eine merkwürdige Erscheinung bietet das Verhalten der Konjuganten in den Doppelfäden an Krümmungsstellen. Man könnte denken, daß die aus weicher Substanz bestehenden Komponenten der Doppelfäden nötigenfalls, wenn der eine Faden einem größeren Zug als der andere unterworfen ist, der Dehnung einfach nachgeben. Dann könnte in einer Hufeisen- oder Bügelform der eine Faden den inneren, der andre ganz den äußeren Bogen bilden, und dann müßte natürlich der äußere länger als der innere sein. Das geschieht aber nicht. Die konjugierten Hälften müssen — wie es scheint — viel fester verbunden sein, als daß der eine sich verlängern könnte oder es müssen selbst die Komponenten so konsistent sein, daß die erwähnte Stellung wegen einer dabei auftretenden zu großen Spannung nicht entstehen kann. Daher drehen sich die beiden Komponenten gegeneinander, wie das die Fig. 61, 63 und 64, Taf. XI, zeigen. Dadurch wird die Verlängerung des einen und die Spannung zwischen beiden Komponenten vermieden.

Es ist für uns außerordentlich wichtig, das gegenseitige Längenverhältnis wie auch die gegenseitige Lage der Doppelchromosomen kennen zu lernen.

Ich hätte die relative Länge der diplotänen Fäden durch Messungen feststellen können, um so mehr, weil diese hier viel leichter anstellbar sind, wie an den leptotänen Fäden. Es sind trotzdem diese Messungen so außerordentlich mühsam und zeitraubend, daß ich sie unterlassen habe. Das konnte ich um so ruhiger tun, als die übersichtlichen Fig. 49, Taf. X, und 63, Taf. XI, ferner Textfig. 4, 5, und 6 ohne weiteres zeigen, daß die einzelnen Diplonemen recht verschieden lang sind, und daß auch die durch Messungen anderswo gefundenen Längenverhältnisse hier bestehen dürften, weil die längsten Paare die kürzesten der Erwartung gemäß ungefähr um das Doppelte übertreffen. Die Fig. 64 zeigt, daß dieses Verhältnis auch während der neuen Verlängerungen beibehalten wird.

Über die allgemeine Lage der diplotänen Bukettfäden ist hinzu zu fügen, daß die Bukettfigur wieder in der schönen Ordnung auftritt, wie in dem leptotänen Zustande. Die anziehende Kraft des Zentralorgans dauert also weiter, und sie zwingt die gelegentlich wegen leichterer Konju-

gation von dem Pol abgetretenen Schenkel oder auch ganze Paare sich wieder möglichst dem Polfeld zu nähern. Auch die Schenkel werden wieder möglichst gerade gerichtet; sie nehmen wieder die oben beschriebene Bogenform an, so daß jedes Chromosomenpaar einem Hufeisen ähnlich wird.

Die Figuren sind ferner ein Beispiel für die Variabilität der gegenseitigen Stellung der Doppelfäden. So wenig wie zwei gleiche Blätter an einem Baum, findet man hier zwei ganz gleich angeordnete Bukettfiguren.

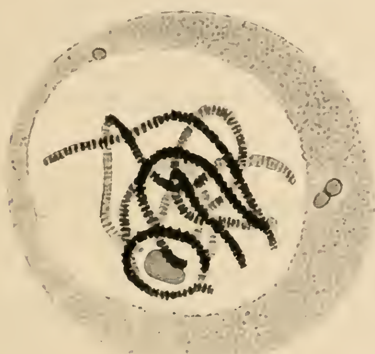


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

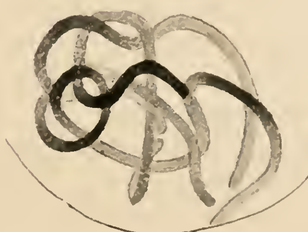


Fig. 7.

Dies entspricht vollständig unsren gleichen Erfahrungen an den leptotänen Bukettfiguren. Nur selbständige, voneinander unabhängige, nicht an bestimmte Stelle gebundene, d. i. bewegliche Gebilde können diese beispiellose Mannigfaltigkeit in ihrer Lagerung zustande bringen. Auf eine Erläuterung der Bukettstellung durch eine hinreichende Zahl von Beispielen mußte ich leider verzichten.

In gleichem Grade interessant und höchst lehrreich ist auch der Verlauf der einzelnen Doppelfäden in der Bukettfigur. Wir sehen wiederum wie früher bei vielen Figuren verschiedentlich ineinander verhängte Doppelfäden. In der Fig. 63 wird eine 8-Form gebildet, indem ein Paar die

Schenkel zweier andrer Paare umschlingt. In der Textfig. 4 wird das längste Paar durch das kürzeste eingebuchtet. In 5 wird ein Schleifenpaar von einem andern schraubig umwunden und in der 7 sind drei Paare untereinander verknotet. Es ist fraglich, ob man — da sich solche Fälle bis ins unendliche vermehren ließen — annehmen darf, daß die entsprechenden Chromosomenfäden schon vor der Konjugation so gelegen sind, wie die diplotänen Fäden jetzt, daß sie also ohne Bewegung sich gefunden haben. Man kommt vielmehr schon bloß durch die Betrachtung dieser Bilder zu der Überzeugung, daß hier gewaltige Bewegungen stattgefunden haben müssen, bis die homologen Chromosomen in derartige Konstellationen gelangt sind. Aus der Konjugationsfig. 45 *a*, *b*, Taf. X, könnte beispielsweise leicht ein Zustand hervorgehen, wie ihn die Textfig. 5 zeigt.

C. Die Chalasthosyndese oder der lockere Zusammenhang der Chromosomen.

Die Auflösung des Schleifenbuketts und die Spaltung der Doppelchromosomen führt nicht zur vollständigen Einstellung des konjugierten Zustandes. Hierdurch entstehen nur die gespaltenen Paare: die Schistonemen, in denen die Partner bis zu den Reifeteilungen in einem lose verbundenen Zustande verbleiben, weshalb ich diese Entwicklungsphase statt der alten Diakinese als Chalasthosyndese bezeichnen möchte.

Über diesen Abschnitt der Oocytenentwicklung habe ich sehr wenig Neues auszusagen. Daher verweise ich, was Details betrifft, auf die S. 81 bis 87 meiner 1913 erschienenen Arbeit. Zu dem dort Gesagten bemerke ich, daß aus den drei Möglichkeiten des Verschwindens von Chromiolen bezüglich der Einwanderung derselben in die Nucleolen oder in das Kernplasma auch die neueren Untersuchungen keine neue Basis geboten haben. Wir haben im Gegenteil gesehen, daß diese Gebilde nachweislich in den Fadenchromosomen verblassen, und infolgedessen ist es sicher, daß diese während der Konjugation eine so wichtige Rolle spielenden Teilchen auch weiterhin in den Chromosomen bleiben.

Man findet in dem Kernraume nach Osmiumgemischen kleine nach Art der Nucleolen färbbare Kügelchen. Ihre Menge ist von Zelle zu Zelle sehr wechselnd. Ihre Herkunft blieb mir verborgen. Ich glaube, sie sind identisch mit jenen Körnchen, die ich 1913 nach Sublimateisessig mit Eisenhämatoxylin gesehen habe, von denen ich aber damals nicht entscheiden konnte, ob sie präformierte Gebilde oder als Fällungsprodukte Artefakte sind.

D. Die Rolle der Nucleolen während der Chromosomenkonjugation.

Für nähere Angaben über die Nucleolen verweise ich auf meine Arbeit 1913 S. 87—94 und auf die Seiten 101—103 dieser Arbeit. Hier will ich nur kurz auf die Verschmelzung der Nucleolen eingehen.

Sowohl die Oogonien, wie die Oocyten im präsyndetischen Zustande sind mit mehreren Nucleolen versehen. Gewöhnlich kommen drei oder vier vor. In seltenen Fällen habe ich aber auch sieben bis acht gezählt. Bis zur zweiten Wachstumsperiode der Eizellen, d. h. bis zum chalastosyndetischen Zustande der Chromosomen, verschmelzen aber diese Nucleolen untereinander so, daß schließlich, wie meine Fig. 25—34, 38 und 43 aus 1913 an der Taf. IV und V zeigen, nur ein größerer Nucleolus übrigbleibt.

Es ist für uns wichtig, die Zeit und Umstände der Nucleolenverschmelzung festzustellen. Das Zusammenschließen der Nucleolen fängt schon in der präsyndetischen Phase des Kernes und zwar im Knäuelstadium an. Es wird meistens noch vor der Orientierung beendigt und nur in wenigen Fällen bis in die zweite Wachstumsperiode hinausgeschoben. Für uns ist wichtig, daß die Verschmelzung in den meisten Kernen schon vor der zweiten Etappe der Orientierung, nämlich vor der Streckung der Schenkel (s. Fig. 21, Taf. VII) beendigt ist. Dementsprechend sehen wir in den Fig. 19 und 20, Taf. VII, noch zwei Nucleolen, eben so in Fig. 44*a*, Taf. X, ein Konjugationsbukett. In der Fig. 21 und auch in den leptotänen Bukettfig. 22*a* und 23*a*, Taf. VII, aber ist nur noch e i n Nucleolus vorhanden. Die Fig. 51 *a* und 60, Taf. XI, endlich sind zwei diplotäne Buketts, wo zwei Nucleolen eben während der Verschmelzung getroffen sind. Wie gesagt, zwei andre Fälle habe ich noch gefunden, wo die beiden Nucleolen auch nach der Auflösung des Buketts noch nicht verschmolzen waren.

Die Verschmelzung der Nucleolen ist nichts andres als ein Ineinanderfließen zweier Körper, die zufällig in Berührung kommen.

Auch die Ursache der Nucleolenverschmelzung ist klar. Sie hängen immer an den Enden der Fadenchromosomen oder Knäuelschleifen. Werden diese Enden bei der Orientierung auf ein enges Feld zusammengetrieben, so kommen die ziemlich großen Nucleolen selbstverständlich zur Berührung und fließen wie zwei Öltropfen zusammen. Daher ist die Verschmelzung meistens schon in der ersten Etappe der Orientierung vor der Streckung der Schleifen beendigt. Kommt aber zufällig oder vorderhand (Fig. 44 *a*) diese Berührung trotz der Bukettstellung nicht zustande, so wird die Verschmelzung bis zu einer günstigeren Gelegenheit verschoben.

v. Kemnitz hat diese Verschmelzung der Nucleolen in seiner *Brachycoelium*-Arbeit (1913 S. 481—485) als eine Pseudoreduktion derselben aufgefaßt und damit, wie auch andre Forscher (s. v. Kemnitz l. c.), den Nucleolen eine hohe Bedeutung beigemessen. Auf Grund meiner klaren Resultate will ich gegen diese Auffassung Stellung nehmen. Der Begriff der Pseudoreduktion ist äußerst inhaltreich und bezieht sich auf Erscheinungen von hoher vererbungsgeschichtlicher und zellphysiologischer Bedeutung. Sie bezieht sich auf das nur vorübergehende aber lange andauernde Verkleben zweier, an Kernteilungen wirklich teilnehmender Gebilde, wodurch die Zahl derselben auf die Hälfte reduziert wird, aber nur scheinbar, weil die Doppelheit dieser neuen Gebilde entweder während ihrer ganzen Existenz (*Dendrocoelum* z. B.) oder jedenfalls vor ihrer Teilung wieder zutage tritt: daher das Prädikat »Pseudo«. Demgegenüber nehmen bei meinem Objekt die Nucleolen als selbsttätige Gebilde an der Karyokynese nie Anteil. Auch die Reduktion bedeutet für sie nicht das vorübergehende Verkleben zweier Gebilde mit eventuellem Bewahren der Doppelnatur, sondern eine spurlose und nie mehr zurückgehende Verschmelzung sämtlicher Nucleolen. — v. Kemnitz ist — denke ich — zu dieser Ausdehnung des Reduktionsbegriffes auf die Nucleolen durch den zufälligen Umstand verführt worden, daß im *Brachycoelium* bloß zwei Nucleolen vorhanden sind, also in der für eine Reduktion gewünschten Zahl. Abgesehen davon ist der Prozeß der Pseudoreduktion für die Chromosomen an eine bestimmte Zeit, an umständliche Vorbereitungen und an eine wunderbare Selbständigkeit der Fadenchromosomen gebunden. Die Verschmelzung der Nucleolen aber tritt gewöhnlich schon vor diesen Vorbereitungen ein, und wenn sie zu dieser Zeit nicht erfolgt, dann können auch die Vorbereitungen zur Konjugation nichts helfen, weil die Nucleolen keine Aktivität im Interesse dieser Verschmelzung aufweisen. Sie geschieht also ohne innere Vorbereitung, ohne jede Aktivität, nicht strikte an die Zeit gebunden, sondern durch zufällige, leicht verständliche äußere Umstände (das Zusammenkommen der Fadenchromosomen auf ein enges Feld) hervorgerufen.

v. Kemnitz behauptet, daß die Nucleolen im *Brachycoelium* bei den Teilungen in die Chromosomen aufgehen. Dem stehen andre, wie auch meine Beobachtungen — zwar an andren Tieren — entgegen, wonach die Nucleolen bei andren Tieren nicht vor der Teilung verschwinden, sondern während derselben mit der Kernflüssigkeit in das Protoplasma geraten und dort aufgelöst werden. Es werden dann in jedem Tochterkern durch die sich auflösenden Chromosomen neue Nucleolen hergestellt.

Man meint, daß genetische Beziehungen zwischen Nucleolen und Chromosomen auch darin bestehen, daß verschwundene Chromosomen aus Nucleolusmaterial neugebaut werden können. Wir müssen abwarten, ob eingehendere Untersuchungen die als verschwunden bezeichneten Chromosomen nicht doch wieder auffinden, oder ob, wenn Chromosomen überhaupt »neu« gebaut werden können, dies nicht auch ohne Nucleolen geschehen kann.

Vorderhand können wir bezüglich der Nucleolen nur so viel sagen, daß sie Akzidentia des Kernes sind, die bei jeder Kernrekonstruktion schon früh unter Mitwirkung der kaum verzweigten Chromosomen hergestellt werden und in Berührung mit denselben auftreten.

Zusammenfassung der Resultate.

1. In den Oogonien von *Dendrocoelum* tritt eine doppelte Chromosomengarnitur auf, die aus paarweise verschieden abgestuften Chromosomen besteht. Die längsten Paare sind ungefähr doppelt so lang wie die kürzesten.

2. Die Oocytenkerne werden von der diploiden Zahl (14) der Chromosomen rekonstruiert, die vor der Kernbildung keine Längslichtung, keine Doppelwertigkeit aufweisen.

3. In den Ruhekernen ist eine Verbindung zwischen den Chromatinkörnchen durch Chromatinfäden nachzuweisen.

4. Wenn die Oocyten ungefähr die Größe der Mutteroogonien erreicht haben, tritt in den Kernen ein Spirem, bestehend aus diskreten Schleifen, auf. Diese erscheinen wahrscheinlich in der diploiden Zahl. Sie verlaufen regellos im Kernraum, weisen also keine Spur von der Rablschen Orientierung auf und sind mehrfach länger als die oogonialen Schleifen. Sie verraten auch jetzt noch keine Doppelwertigkeit.

5. Aus diesem regellosem Spirem entwickelt sich das geordnete Schleifenbukett durch eine Orientierung der Chromosomen, und zwar gemäß Buchners Feststellung unter Mitwirkung des Zentrosomas. Der Prozeß der Orientierung konnte bei *Dendrocoelum* Schritt für Schritt verfolgt werden.

6. Ich habe festgestellt, daß in dem leptotänen Schleifenbukett die Schleifen in der Normalzahl auftreten. Sie zeigen in diesem Stadium eine regelmäßige, durch die Chromiolen hervorgerufene Körnelung. Die Längenmessungen ergaben, daß sie im Durchschnitt viermal so lang sind, wie die Oogonialchromosomen. Auch das Bestehen der doppelten Chromosomengarnitur konnte festgestellt werden, ebenso die paarweise gleiche Länge der Chromosomen und die unveränderten relativen Längenverhält-

nisse zwischen den Paaren, wie sie in den Oogonien gefunden wurden. Wie die farbigen Zeichnungen der II. u. III. Tafel illustrieren, stehen die homologen Chromosomen im leptotänen Schleifenbukett nicht nebeneinander.

7. Durch die Bukettstellung wird die Konjugation der Chromosomen in folgenden drei Punkten begünstigt: 1. Die konjugierenden Enden werden auf ein enges Feld zusammengezogen. 2. Die Schleifenschenkel werden mehr oder minder parallel gestellt. 3. Zwischen den gleichgerichteten Fäden entstehen freie, für die Bewegung gangbare Wege. Das Schleifenbukett kann aber Umschlingungen usw. der Chromosomen, die vorher im Spirem zustande kommen, im Interesse der Konjugation nicht lösen; hier hilft den Chromosomen bloß ihre Bewegungsfähigkeit.

8. Die Konjugation der Chromosomen besteht 1. in dem gegenseitigen Sichaufsuchen der gleichlangen Schleifen — demzufolge ein Konjugationstrieb unter ihnen angenommen werden muß —, 2. in einem von den Enden ausgehenden Verkleben derselben der Länge nach, wobei Chromiol gegenüber Chromiol zu liegen kommt, 3. in einem gegenseitigen Abplatten und zugleich Verkürzen der zusammenhaftenden Paare und 4. in einer Neurekonstruktion der Chromosomen durch Austausch von Chromosomenstücken infolge einer Verdrehung oder Überkreuzung der Konjuganten.

9. Die Bewegungsfreiheit und -fähigkeit der Chromosomen und die dazu nötige Konsistenz ihrer Substanz konnte während der Konjugation verschiedentlich nachgewiesen werden.

10. Die konjugierenden Hälften schließen manchmal andre Schleifen zwischen ihre Schenkel in einem geschlossenen Ringe ein, wodurch die Konjugation, d. h. eine innige Berührung der betreffenden Partien hinausgeschoben wird. Daß es aber auch in solchen Fällen schließlich zu einer normalen Konjugation kommt, beweisen die diplotänen Bilder, wo nichtzusammengeklebte Chromosomenteile nie gefunden worden sind. Die Chromosomen können sich aus ihrer schwierigen Lage durch ihre Bewegungsfähigkeit befreien.

11. Weil die freien Schenkel der teilweise schon konjugierten Paare immer gleich lang sind und ferner, weil die Konjuganten immer aus einer gleichen Zahl von Chromiolen bestehen und außerdem gleich dick sind, ist als bewiesene Tatsache anzusehen, daß bloß die gleichlangen Chromosomen untereinander konjugieren. Dadurch ist aber auch für *Dendrocoelum* Montgomerys Annahme bewiesen, daß nämlich in jedem Paare immer je ein väterliches und ein mütterliches Chromosom zusammentritt.

12. Auch jene wichtige Annahme Suttons, daß nämlich die paarweise gleichlangen Chromosomen homolog, d. h. qualitativ gleich, die

einzelnen Paare dagegen qualitativ verschieden sind, konnte bei *Dendrocoelum* als richtig nachgewiesen werden. Bei mehrpoligen Mitosen werden in Oogonien die oogonialen Chromosomen entsprechend den Boverischen Befunden an Seeigeln ungleichmäßig verteilt, wodurch die gleichlangen Chromosomen oft getrennt in zwei verschiedene Kerne gerieten und ungleich lange ohne ihre richtigen Partner in einem Kern zusammenkamen. Diese blieben univalent und konjugierten untereinander nicht.

13. Es konnte aus der Konjugation nachgewiesen werden, daß die Chromosomen gemäß Rouxs Überlegungen der Länge nach aus essentiell verschiedenen Partikelchen aus verschiedenen Erbanlagen aufgebaut sind. Dies beweisen bei *Dendrocoelum* folgende drei Tatsachen: 1. In den univalenten leptotänen Fäden sind manche Chromiolen der Größe nach zu unterscheiden; 2. diese haben in den Fäden eine bestimmte Lage und kommen in der Konjugation in je zwei homologen Chromosomen immer einander gegenüber zu liegen. 3. Da diese morphologisch unterscheidbaren Doppelkörnchen asymmetrisch in den diplotänen Fäden liegen, ist klar, daß die Chromosomen der Länge nach heteropole Gebilde sind.

14. Aus diesen Komplexen von Tatsachen: aus der qualitativen Übereinstimmung je zweier Chromosomen, aus der essentiellen Verschiedenheit der Paare, aus dem unveränderlich festgesetzten Aufbau der Chromosomen folgt unbedingt ihre Individualität, womit wir uns eingehend in einer nächsten Studie beschäftigen werden. Auch ihre freie Bewegungsfähigkeit während der Konjugation, und ebenso der an ihnen bemerkbare Konjugationstrieb spricht einleuchtend dafür, daß wir sie als hoch entwickelte Individualitäten zu betrachten haben.

15. Während des diplotänen Schleifenbuketts oder des eusyndetischen Zustandes der Chromosomen bleibt die Konjugationsebene immer bestehen (die Chromosomenreduktion ist also eine scheinbare) und wird später (bei der auf die Konjugation folgenden Teilung) zur Spaltungsebene der sich voneinander trennenden Elemente. Infolgedessen ist die erste Reifeteilung eine Reduktionsteilung.

16. Während der Eusyndese bildet sich in den Einzelchromosomen eine Längslichtung aus, die aber nie so scharf wie die Konjugationsebene hervortritt und nach einiger Zeit wieder verschwindet. Aus dem langen Andauern der Konjugationsphase ist zu schließen, daß unter den Chromosomen auch andre Arten von Veränderungen, wie Austausch von gegenseitigen Teilstücken stattfindet. Sonst wird diese Phase nur von Dimensionsveränderungen der Paare charakterisiert.

17. Hand in Hand mit der Desorientierung des Schleifenbuketts tritt eine stellenweise unterbrochene Spaltung an den diplotänen Fäden

auf, wodurch die Schistonemen entstehen und an Stelle der Eusyndese eine Chalasthosyndese (Diakinese) erscheint.

18. Die Nucleolen spielen in der Oogenese eine passive Rolle. Sie sondern sich in den jungen Oocytenkernen an den Chromosomenenden ab. Sie verschmelzen oft schon vor dem Schleifenbukett, meist aber während dieses Stadiums. Dieses Zusammenfließen kann nicht wie es v. Kemnitz meint als eine Pseudoreduktion bezeichnet werden. — Die Orientierung des Nucleols oder der Nucleolen — wenn es noch mehrere gibt — wird dadurch passiv herbeigeführt, daß stets irgendein Chromosomenende mit einem Nucleolus verklebt. Dieser wird bei der Orientierung der Chromosomen mitgeschleppt. Der Nucleolus gerät bei der Reifeteilung in das Protoplasma.

Literaturverzeichnis.

Apathy, St., 1912. Neuere Beiträge zur Schneidetechnik. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. und f. mikr. Technik. Bd. XXIV. S. 449—515.

Baltzer, F., 1909. Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellf. Bd. 2. S. 549—632. 25 Textfig. Taf. XXXVII—XXXVIII.

Bonnevie, Kr., 1908. Chromosomenstudien I. Arch. f. Zellf. Bd. 1. S. 450—514. 2 Textfig. Taf. XI—XV.

Boveri, Th., 1888. Zellenstudien II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena. 198 S. 5 Taf.

— 1907. Zellenstudien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. Jena. 292 S. 73 Textfig. 10 Taf.

— 1909. Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellf. Bd. 3. S. 181—268. 7 Textfig. Taf. VII—XI.

Buchner, P., 1909. Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellf. Bd. 3. S. 335—440. 5 Textfig. Taf. XVI—XXI.

Eisen, G., 1900. The spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. of Morph. Vol. XVII.

Fick, R., 1907. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Anat. Hefte. II. Abt. Erg. d. Anat. u. Entwicklgsg. Bd. XVI. S. 1—140.

Gelei, J., 1913a. Über die Ovogenese von Dendrocoelum lacteum. Arch. f. Zellf. Bd. XI. S. 51—150. Taf. IV—V.

— 1913b. Bau, Teilung und Infektionsverhältnisse von Trypanoplasma dendrocoeli Fantham und Porter[1]). Arch. f. Protistenkunde. Bd. XXXII. S. 171—204 1 Textfig. Taf. VII.

---

[1]) Im Original Porter aus Versehen weggeblieben.

Häcker, V., 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. und Fortschr. d. Zool. Bd. I. 1909. S. 1—121. 43 Textfig.

Heidenhain, M., 1896. Über einen gefensterten Objektträger aus Aluminium zur Beobachtung des Objektes von beiden Seiten her. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. und mikr. Technik. Bd. XIII. S. 166—172.

v. Kemnitz, G. A., 1903. Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von Brachycoelium salamandrae (Brachycœlium crassicole [Rud]). Arch.f. Zellf. Bd. X. S. 470—506. Taf. XXXIX.

Montgomery, Th. H. jr., 1901. A study of the Chromosomes of the germ cels of Metazoa. Transact. of Americ. Phil. Soc. Vol. 20. N. S. Pt. 2. p. 154 bis 236. Pl. 4—8.

Rabl, C., 1885. Über Zellteilung. Morphol. Jahrb. Bd. 10. S. 214—330. 5 Textfig. Taf. VII—XIII.

Rappeport, T., 1915. Zur Spermatogenese der Süßwassertricladen. Arch. f. Zellf. Bd. XIV. 4 Textfig. Taf. I.

Vejdovsky, F., 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag. 1905. Königl. Böhm. Ges. d. Wiss. in Prag. 103 S. 9 Taf. 5 Textfig.

— 1912. Zum Problem der Vererbungsträger. Königl. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. 184 S. 16 Textfig. 12 Taf.

v. Winiwarter et Sainmont, 1909. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammiferes (chat) Chap. IV. Arch. de Biol. Tom. XXIV.

Tafelerklärung.

Ich war bei der Herstellung der Figuren sorgfältig darauf bedacht, die Präparate mit Hilfe des Zeichenapparates naturgetreu, wie bei photographischen Aufnahmen, wiederzugeben und damit die Präparate selbst gewissermaßen zu ersetzen. Wo die in dem Präparat gegebene Lage der Fadenchromosomen einen leichten Überblick der Figur nicht gestattete oder sogar unmöglich machte, habe ich die Hauptfigur durch danebenstehende Detailbilder oder schematische Figuren verständlich zu machen versucht. — Die Figuren 10, 12, 13, 14, 15, 16 zeigen nur die Details einer optischen Ebene, sämtliche andre Figuren stellen uns Totalbilder der betreffenden Zelle oder eines ihrer Details dar. Mit wenigen Ausnahmen zeigen die Bilder völlig unversehrte Zellen aus Zupfpräparaten. Wo es sich um Schnitte handelt, ist dies besonders bemerkt.

Wo in der weiteren Figurenerklärung kein Verfahren angegeben ist, habe ich die frischen Zupfpräparate in Osmiumdämpfen 10—30 Sekunden lang geräuchert, darauf in konz. Sublimatlösung 10—60 Minuten lang fixiert und sie nachher einer Giemsa-Färbung unterzogen.

Die Zeichnungen sind meistens bei 2933facher Vergrößerung hergestellt. Ich habe hauptsächlich ein großes Zeiss-Mikroskop und Zeichenapparat und nur bei den drei letzten Figuren ein Reichert-Mikroskop (Modell nach Apathy) und den Abbe-Apathyschen Zeichenapparat benützt. Der Kondensor wurde niemals abgeblendet und zwischen Kondensor und Objektträger ist immer Immersionsöl eingeschaltet worden.

Die bei der Erklärung der einzelnen Figuren angegebenen Vergrößerungen habe ich unter folgenden Umständen erreicht:

Vergrößerung	Objektivlinsen	Kompens. Oculare	Tubuslänge	Zeichenentfernung von der Pupillarhöhe der Ocularlinse in mm
2933 × =	1.5 mm Immers. (Zeiß)	12 (Zeiß)	eingeschoben	325
	1/12 homog. Imm. (Zeiß) N. A. 1.30	18 (Zeiß)	169 mm	231
2400 × =	1.5 mm Immers. (Zeiß)	8 (Zeiß)	eingeschoben (Zeiß)	325
2200 × =	2 mm Immers. (Zeiß)	12 (Zeiß)	eingeschoben (Zeiß)	325

Tafel VI.

Fig. 1. Die Bildung der Chromosomen vor der letzten oogonialen Teilung. Flemmings starkes Gemisch mit 3 Tropfen Eisessig; Eisenhämatoxylinfärbung. — 2933 ×.

Fig. 2. Frühe Prophase der letzten oogonialen Teilung; Knäuelstadium mit kurzen, getrennten Schleifen. Vergleiche die Fig. 19, wo eine Oocyte in entsprechendem Stadium abgebildet ist. Flemmings starkes Gemisch mit 3 Tropfen Eisessig; Eisenhämatoxylenfärbung. — 2933 ×.

Fig. 3. Kern- und Zellgröße eines Oogoniums im Stadium der Fig. 2. Schnittpräparat. Behandlung und Vergr. (2933 ×) wie Fig. 2.

Fig. 4. Eine Äquatorialplatte der letzten oogonialen Mitose. Die 14 Chromosomen sind in sieben gleich abgestufte Paare gesondert und diese mit gleichen römischen Ziffern bezeichnet. Schnittpräparat aus einem jungen Tier. 10 μ. Flemmings starkes Gemisch mit 3 Tropfen Eisessig; Giemsa-Färbung mit 1% Ammoniummolybdat — Vorbeizen. — 2933 ×.

Fig. 5. Wie Fig. 4, nur aus zwei Schnitten kombiniert. Nucleolus noch erhalten, wie in Fig. 4. Die Unterbrechung der Chromosomen ist durch die Messerschneide verursacht. Eisenhämatoxylinfärbung. — 2933 ×.

Fig. 6. Äquatorialplatte in einer somatischen (»Stamm«-) Zelle. Zenkersche Flüssigkeit bei 45° C.; Eisenhämatoxylin. — 2933 ×.

Fig. 7. Telophase der letzten oogonialen Teilung, abgebildet ist nur die eine Tochterplatte. Osmiumdämpfe 15 Sekunden, dann konz. Sublimatlösung 1 Stunde. Vor der Giemsa-Färbung wurde das Präparat in einer 1% Formalinlösung 1 Stunde gehärtet. — 2933 ×.

Fig. 8. Der erste Schritt zur Rekonstruktion des Oocytenkernes. Bildung des Kernraums, Auflockerung und zugleich Fortsatzbildung bei den Chromosomen. Aus der gleichen Serie, wie Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 9. Junge Oocyten am Anfange der Kernrekonstruktion. Teilweise aufgelockerte und teilweise verzweigte Chromosomen. Abschmelzen der Nucleolen an den Chromosomenenden. Aus dem gleichen Präparat wie Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 10. Chromosomen eines jungen Oocytenkernes in etwas weiter vorgerücktem Stadium als Fig. 9. Alle Chromosomen sind in eine optische Ebene gezeichnet. Serie der Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 11. Ein Chromosom in verzweigtem Zustande. Aus einem jungen Oocytenkern, im Übergangsstadium zwischen den Fig. 10 und 11. Serie der Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 12. Die letzten Spuren der »Chromosomen« in den jungen Oocyten. Klarer Rhizopodenzustand der Chromosomen. Zeichnung in einen optischen Schnitt. Serie der Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 13. Der Höhepunkt des Kernruhestadiums in dem rekonstruierten Oozytenkern. Chromosomen in Gerüstzustand. Optischer Schnitt (nicht äquatorial.). Aus dem gleichen Präparat wie Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 14—16. Nacheinanderfolgende Stadien der Neubildung des Fadenchromosomen in den frühesten Prophasen der Oocyten. Als Resultat dieses Prozesses ist die Fig. 19 zu betrachten. Fig. 14 äquatorialer, Fig. 15 und 16 tangentiale, optische Schnitte durch den Kern. In der Fig. 15 und 16 sind Kern- und Zellkonturen angegeben. In der Fig. 15 bezeichnet der innere Kreis die Kernkontur in der Höhe des Bildes. Aus der Serie der Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 17. Chromatinanhäufungen, Schollen an den Knotenpunkten, wo bei der Chromosomenrekonstruktion mehrere Zweige zusammenlaufen. Sie kommen in dem der Fig. 16 entsprechenden Stadium vor. Serie wie Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 18. Rhizopodenzustand eines Chromosoms nach dem Kernruhestadium. Das Chromosom in einem der Fig. 11 entsprechenden Zustand. Detailbild aus dem Kern der Fig. 16. Von der mit + bezeichneten Stelle. — 2933 ×.

Tafel VII.

Fig. 19. Knäuelstadium des jungen Oocytenkernes mit separaten Schleifen. Die 20 aufgefundenen Schleifenenden sind mit + bezeichnet. Aus demselben Präparat wie Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 20. Ein etwas weiter vorgerücktes Knäuelstadium als Fig. 19, wo 25 Endpartien aufgefunden worden sind. Die Schleifenenden befinden sich überwiegend in der Polhälfte, im allgemeinen an der Kernmembran anhaftend. Nur die Endpartien der Schleifen sind gezeichnet, ausgenommen die ganz eingetragene Schleife 23—24. + bezeichnet die Schleifenenden. Präparat wie Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 21. Die ersten Spuren der Orientierung, die zur Bukettfigur führt. Flemmings starkes Gemisch; Eisenhämatoxylin. — 2933 ×.

Fig. 22 *a*. Leptotänes Bukett. Osmiumdämpfe 15 Sekunden. Formal-Osmiumgemisch (4% : 1%) 1 Stunde im Eisschrank. Vorbeizen mit 1% Ammoniummolybdenatum. Toluidinfärbung 5 Minuten (1 : 3000); differenziert in Alk. abs. — 2933 ×.

Fig. 22 *b*. Die gedeckten und tief liegenden Fadenchromosomen der Fig. 22 *a* nochmals dargestellt. Der Verlauf und die gegenseitige Lage der Chromosomen entspricht der Wahrheit, nur ihre Struktur ist weggelassen.

Fig. 22 *c*. Die paarweise gleichlangen Fadenchromosomen der Fig. 22 *a* paarweise in normaler gegenseitigen Lagerung. Die einzelnen Chromosomen sind im ganzen gleich gerichtet wie sie in der Hauptfig. 22 *a* stehen; ausgenommen VII_1 VII_2, die um 92 Grad nach links gedreht sind.

Fig. 23 *a*. Leptotänes Bukett, etwas besser orientiert wie in der Fig. 22 *a*. Mitochondrienfärbung nach Benda. Fixierung 24 Stunden. Differenzierung in einer 30% Eisessiglösung 20 Sekunden lang. — 2933 ×.

Fig. 23 *b*. Eine der Fig. 22 *c* entsprechend ausgeführte Zusammenstellung der Chromosomen der Fig. 23 *a*. Die Fadenpaare II und III sind nach rechts verdreht.

Tafel VIII.

Fig. 24. Die leptotäne Bukettfigur 22 *a* in Farben, um zu zeigen, welche gegenseitige Lage die gleichlangen, d. h. homologen Chromosomen vor der Konjugation einnehmen. Gleiche Farben bezeichnen gleichlange Chromosomen. Nur die Struktur der Fadenchromosomen ist weggelassen, sonst alles genau. Siehe Farbenschlüssel.

Fig. 25. Schema für ein ideales Bukett von der Gegenpolseite gesehen. Die Farben bezeichnen die einzelnen Paare.

Fig. 26. Schematische Ausführung der Bukettfig. 23 *a*. Die gleichlangen Chromosomen in gleicher Farbe. Die gegenseitige Lage der Fadenchromosomen ist beibehalten, um ihr Lageverhältnis vor dem Bukett zu zeigen. Siehe Farbenschlüssel.

Der Farbenschlüssel zeigt mit Hilfe der daneben stehenden römischen Ziffern, mit welcher Farbe die entsprechend numerierten homologen Chromosomen der Fig. 22 *a* und *c*, 23 *a* und *b* bezeichnet sind.

Fig. 27. Zwei nicht homologe (ungleich lange) leptotäne ineinander gehängte Fadenchromosomen aus einem leptotänen Bukett. Behandlung des Präparats wie bei Fig. 22*a*. — 2933 ×.

Die Fig. 28—36 zeigen den Ablauf der Konjugation mit Berücksichtigung sämtlicher Fadenchromosomen eines Kernes, die übrigen Bilder von Fig. 37 ab Detailfiguren der Konjugationen einzelner Paare.

Fig. 28 *a*. Ein syndetisches Bukett, wo die ersten zwei Paare im Begriffe sind zu konjugieren. Behandlung des Präparates wie bei Fig. 22 *a*. Im Zellkörper Centriol und schwach dargestellte Strahlung, große dunkle Chromidialgranula und blasse (von der Seite) elliptische bzw. (von der Kante) stäbchenförmige Mitochondrien. — 2933 ×.

Fig. 28 *b*. Hier sind die einzelnen Fadenchromosomen bzw. die zwei konjuganten Paare der Fig. 28 *a* einzeln dargestellt. Der Verlauf der einzelnen Schleifen und ihre Gesamtorientierung entspricht der der Fig. 28 *a*. Nucleol 2 mal kontiert.

Fig. 29 *a*. Ein syndetisches Bukett mit einem geschlossenen und mit einem zweiten (s. Fig. 29 *b*) im Begriffe der Konjugation stehenden Paare. Flemmings starkes Gemisch. Vorbeizen mit einem 1% Ammoniummolybdänatum 5 Minuten, darauf Giemsa-Färbung 1 Stunde, Differenzierung in Alkohol absolutus. — 2933 ×.

Fig. 29 *b*. Das links stehende syndetische Paar der Totalfig. 29 *a*, das in der Konjugation vorderhand durch ein zwischen die freien Schenkel geratenes Fadenchromosom aufgehalten ist. Leider um 180° verdreht, wie es in 29*a* steht.

Fig. 30. Eine syndetische Figur mit drei Konjuganten; zugleich eine synapsisähnliche Erscheinung. Flemmings starkes Gemisch, Giemsa-Färbung 1 Stunde. — 2200 ×.

Tafel IX.

Fig. 31 *a*. Ein syndetisches Bukett mit drei Konjugantenpaaren; ein Paar hat fertig konjugiert. Behandlung des Präparats wie bei der Fig. 22 *a*. Im Zellkörper Centriol und schwache Strahlung, große Chromidialgranula, blasse elliptische bzw. stäbchenförmige Mitochondren. — 2933 ×.

Fig. 31 *b*. Das vorn stehende mittlere konjugante Paar der Fig. 31*a* um 180° verdreht, zwischen dessen freie Schenkel ein drittes Fadenchromosom eingeschaltet ist. Der konjugierte Teil von der Seite gesehen und durch geringes Schematisieren anschaulich gemacht.

Fig. 32 *a*. Ein syndetisches Bukett, wo, wie das die unten und links stehende Erklärungsfigur 32 *a* zeigt, drei Paare schon geschlossen und vier andre auf dem Wege der Konjugation sind. Konz. Sublimat bei 45° C. Giemsa-Färbung. — 2200 ×.

Fig. 32 *b*. Die in die Komponenten zerlegte Bukettfig. 32 *a* schematisch. Größe und Verlauf der Paare beibehalten. Doch nicht! die 2 unteren sind verdreht.

Fig. 33 *a*. Ein syndetisches Bukett mit vier konjugierten (eins ist nur in der Mitte offen) und drei konjugierenden Paaren; für diese letzteren siehe Erklärungsfig. 33 *b*. Behandlung des Präparats wie bei Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 33 *b*. Detailbild aus der Fig. 33 *a*, das uns gegenüber der Auffassung, daß die homologen Chromosomen vor der Konjugation nebeneinander und parallel miteinander stehen, zeigt, daß nicht einmal die freien Schenkel eines Konjuganten parallel verlaufen müssen. Schematisch, Größe und Lage der Konjuganten aber ist genau beibehalten.

Fig. 34. Ein syndetisches Bukett mit 5 konjugierten, von denen eines — das oben liegende — gegen die Mitte noch etwas offen ist, außerdem 2 konjugante Paare. Paralleler Verlauf der freien Schenkel. Flemmings starkes Gemisch. Giemsa-Färbung. Im Zellkörper kein Centriol, aber eine Strahlung bemerkbar, wie bei der Fig. 30. — 2933 ×.

Fig. 35 *a*. Die letzten Phasen der Konjugation in einem Kern. 5 Paare ganz geschlossen, das sechste nur in der Mitte offen; das siebente Paar konnte noch gar nicht die Konjugation eingehen, wie die nebenstehende Schemafig. 35 *b* klar macht. Mitochondrienfärbung nach Bendas Vorschriften (s. Fig. 23 *a*). Im Zellkörper Centriol und Strahlung deutlich zu sehen; dunkle Körnchen Chromidialgranula, hellere ellipitische und stäbchenförmige Gebilde: Mitochondren. — 2933 ×.

Fig. 35 *b*. Schematische Darstellung, wie die zwei univalenten Fäden der Fig. 35 *a*, durch vier Paare in der rechtzeitigen Ausführung der Konjugation aufgehalten worden sind.

Fig. 36 *a*. Das letzte konjugante Paar in einem syndetischen Bukett. Konz. Sublimat bei 45° C. Giemsa-Färbung. — 2200 ×.

Fig. 36 *b*. Die Lage des Konjuganten in der vorigen Figur, schematisch klar gelegt. Größe und Ablauf der Paare ist genau wiedergegeben.

Fig. 37. Fadenüberkreuzung mit plötzlicher Drehung um 180° zwischen zwei Chromiolen. In eigentliche Konjugation sind nur die Enden eingegangen. Die zwei Schenkel nicht ganz abgebildet. Behandlung des Präparats wie bei der Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 38. Schräg sich kreuzende Brücken zwischen zu einander gehörenden Chromiolen, die aus einer Überkreuzung der Fadenchromosomen, wie sie Fig. 37 zeigt, abzuleiten sind. Das konjugierte Paar ist nicht ganz abgebildet. Behandlung des Präparats wie bei der Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 39. Ein konjugantes Paar auf halbem Wege der Konjugation. Die freien Schenkel fangen an, sich am äußersten Ende zusammenzuschließen. Man beachte hier die gegenseitige Lage der Chromiolen. Starke Flemmingsche Flüssigkeit (3 Tropfen Eisessig); Eisenhämatoxylin. — 2933 ×.

Fig. 40. Von beiden Enden gegen die Mitte ablaufende Konjugation. Osmiumdämpfe 6 Sekunden, Osmiumsublimatum (1 : 5) 6 Sekunden. Giemsa-Färbung 1 Stunde. — 2933 ×.

Fig. 41. Seltener Fall einer Konjugation, wo die mittlere Schleifenpartie nicht konjugiert hat. Behandlung des Präparats wie bei der Fig. 22 *a*. — 2933 ×.

Fig. 42. Ein nur einmal beobachteter Konjugationsfall, wo zuerst der mittlere Teil der Fadenchromosomen in die Konjugation einging. Der punktierte Teil über dem Nucleolus war nicht deutlich verfolgbar. Sublimateisessig (5 : 5), zuerst mit Boraxkarmin, nach Entfernung dieser Farbe mit Eisenhämatoxylin durchgefärbt. — 2933 ×.

Fig. 43. Ein konjugantes Paar, das seine freien Schenkel aus einem in der Figur nicht angedeuteten Durcheinander der Fäden der leichteren Konjugation wegen herauszieht. Behandlung des Präparats wie bei der Fig. 22 *a*. — 2933 ×.

Tafel X.

Fig. 44 *a*. Ein Schleifenpaar im Begriffe der Konjugation, wo der Schenkel des einen Konjuganten aus dem Gewirr der angedeuteten Fäden und Paare und zugleich von dem Bukettpol weggezogen wird, um in der Nähe der Kernoberfläche die Konjugation mit dem dort liegenden freien Schenkel des andern Konjuganten ausführen zu können. Behandlung des Präparats wie bei der Fig. 7. — 2933 ×.

Fig. 44 *b*. Schematische Darstellung des Konjugantenpaares der Fig. 44 *a*.

Fig. 45 *a*. Ein konjugantes Paar, dessen freie Schenkel, jeder für sich, ein schon konjugiertes Paar umschlungen halten. Konz. Sublimat bei 45° C. Giemsa-Färbung. — 2200 ×.

Fig. 45 *b*. Die vorige Figur schematisch.

Fig. 46. Die noch freien Schenkel eines konjuganten Paares schließen zwei diplotäne Fäden ein. Konz. Sublimat bei 45° C. Giemsa-Färbung. — 2200 ×.

Fig. 47. Ein Konjugant, dessen einer Schenkel einen Doppelfaden umschließt. Wahrscheinlich sind auch die andern (hier vorderen) Enden in die Konjugation eingetreten. Flemmings starkes Gemisch (mit 3 Tropfen Eisessig); Eisenhämatoxylinfärbung (zuerst war das Präparat nach einer Ammoniummolybdänatumbeize mit Giemsas Lösung gefärbt). — 2933 ×.

Fig. 48. Ein syndetisches Bukettstadium, wo der Kern mehr als 14 Chromosomen bekommen hat. Rechts liegt ein konjugierendes Paar, dessen freie Enden nach der Gegenpolseite schauen. Konz. Sublimat bei 45° C. — 2200 ×.

Fig. 49. Eine durcheinander geworfene Bukettstellung nach der Konjugation. In der Mitte des Kernes ein Chromosomenpaar, durch deren mittlere, noch offene Partie andre Schleifenpaare durchgefädelt sind. Das Präparat behandelt wie bei der Fig. 22*a* — 2200 ×.

Fig. 50 *a*. Interessanter Fall einer Konjugation, wo die konjugierenden Schenkel eines Paares ein andres konjugiertes Paar eingeschlossen haben. Konz. Sublimat bei 45° C. Giemsa-Färbung. — 2200 ×.

Fig. 50 *b*. Drei konjugierende Paare am Bukettpol der Fig. 50*a* bei gleicher Vergr.

Fig. 51 *a*. Seltsamer Fall einer Konjugation, wo ein Konjugantenpaar von beiden Enden her gegen die Mitte konjugiert und dabei sein eigenes, schon konjugiertes Endstück und noch zwei andre diplotäne Chromosomen einschließt. Zugleich Verschmelzung zweier Nucleolen. Konz. Sublimat bei 45° C. — 2200 ×.

Fig. 51 *b*. Klare schematische Darstellung der Verhältnisse der vorigen Figur.

Fig. 51 *c*. Konstruierter Fall, wie die sechs Fadenchromosomen der Fig. 51 *a* im leptotänen Bukett vor der Konjugation stehen konnten, um nachher eine Stellung, wie sie in der Fig. 51 *a* vor uns steht, einzunehmen. Die umschließenden Chromosomen stehen zu äußerst, die in die Umschließung geratenden Schleifen sind die vier dazwischen stehenden Fäden. Die Punktierung zeigt die Bewegung der zwei äußeren Fäden gegeneinander. Die zwischen den punktierten Linien liegenden Stücke der einschließenden Chromosomen werden nicht konjugieren können.

Fig. 52, 53, 54, 55 zeigen Konjuganten, deren freie Schenkel gleich lang sind. Fig. 52 und 55 nach einem Giemsa-Präparat, das mit Flemmings starkem Gemisch (3 Tropfen Eisessig) fixiert und vor dem Färben mit 1% Ammoniummolybdat gebeizt wurde. Das Präparat der Fig. 53 wurde wie folgt hergestellt. Osmiumdämpfe 1 Minute, Osmiumsublimat (1 : 5) 1 Minute. Sublimatlösung bei 40° C. und darauf bei Zimmertemperatur

1 Stunde; GIEMSA-Färbung 1 Stunde. Fig. 54 nach einem Präparat mit starker FLEMMINGscher Flüssigkeit (3 Tropfen Eisessig) und Eisenhämatoxylin. — 2933 ×.

Fig. 56. Eine vierpolige Mitose, die zu ungleicher und unrichtiger Verteilung der Tochterchromosomen führt. Der vierte Pol liegt rechts an der Stelle des Kreuzes in der Tiefe, durch die Chromosomen gedeckt. Große viereckige Centrosomen. Verbindungsfasern zwischen den Schwesterchromosomen. Schnittpräparat. ZENKERsche Flüssigkeit. Doppelte Einbettung nach APATHY. 12 μ. — 2933 ×.

Tafel XI.

Fig. 57 *a*, 57 *b*. Eine Zelle mit zwei Kernen, die durch eine mehrpolige Mitose in der Weise entstanden sind, daß der Zellkörper sich nicht entsprechend der Zahl der Strahlungen teilte, sondern nur eine Zweiteilung erfuhr. Die unrichtige Verteilung der Chromosomen ist in dem linken Kern deutlich, wo ein kurzes und ein langes Chromosom keine Partner haben. Ähnlich liegen die Dinge auch im rechten Kern. Die Verdoppelung der Zentren im Zellkörper von zwei auf vier zeigt, daß die Konjugationszeit vorüber ist. Sublimateisessig (5 : 5). Fig. 57 *b* nach Boraxkarminfärbung, Fig. 57 *a* nach Entfernung dieser Farbe und Umfärbung mit Eisenhämatoxylin von der hinteren Seite gezeichnet. Fig. 57 *a*: 2200 ×, Fig. 57 *b*: 1580 ×. (2 mm IMMERS, Komp.-Ok. 12, eingeschobene Tube, Zeichnung in der Höhe des Mikroskoptisches.)[1])

Fig. 58. Das merkwürdige Resultat einer mehrpoligen Mitose, wo in einen Kern durch unrichtige Verteilung der Tochterchromosomen fünf Chromosomen geraten sind, von denen eines ohne Partner geblieben ist. Aus demselben Präparat wie Fig. 57 *b*. — 1580 ×, wie Fig. 57 *b*.

Fig. 59 *a*. Eine mechanisch in die Länge gedehnte leptotäne Bukettfigur, wo dadurch, daß kein Faden durch den Zug zerrissen worden ist, eklatant bewiesen ist, daß die Fadenchromosomen einen gewissen Grad der Konsistenz besitzen. Behandlung des Präparats wie bei der Fig. 7. — 2400 ×.

Fig. 59 *b*. Ein Faden aus der Fig. 59 *a* bei einer Vergrößerung von 2933 ×, wegen des Vergleiches mit den Figuren 22 *a* und 23 *a*.

Fig. 60. Nucleolenverschmelzung am Bukettpol in einem diplotänen Stadium. Konz. Sublimat heiß. GIEMSA- Färbung. — 2933 ×.

Fig. 61. Ein heteropol gebautes kurzes Chromosomenpaar bald nach der Konjugation. Osmiumdämpfe 6 Sekunden, Osmiumsublimat (1 : 5) 6 Sekunden. GIEMSA-Färbung. — 2933 ×.

Fig. 62. Ein heteropol gebautes langes Chromosomenpaar in einem späten syndetischen Zustande. Aus demselben Präparat wie Fig. 61. — 2933 ×.

Fig. 63, 64 und 65 zeigen diplotäne Bukettfiguren. Fig. 63 bald nach der Konjugation, wo die Paare kurz, dick und mit runden Chromiolen versehen sind. Fig. 64 in spätem syndetischen Zustande mit langen, dünneren Paaren und mit verlängerten Chromiolen, an denen auch die Härchen der Chromosomen fehlen. Fig. 65 zeigt die Auflösung des Buketts, das Undeutlichwerden der Chromiolen und den Beginn der Chalasthosyndese. Hier sind die Paare noch länger und müßten eigentlich noch etwas dünner sein wie in der Fig. 64, dies ist aber bei der Zeichnung nicht gut ausgefallen. Alle drei Figuren aus einem gleich wie bei Fig. 7 behandelten Präparat. — 2933 ×. (REICHERT-Mikroskop.)

[1]) Ursprünglich war 57 *b* in der Tafel der Fig. 57 *a* spiegelbildlich gegenübergestellt!

Referate.

Nachtsheim, Hans. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris* Korsch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XCIII. Abt. II. 1919. S. 18—137.

Trotzdem fast jedes Vererbungslehrbuch auf Dinophilus, als Schulbeispiel einer progamen Geschlechtsbestimmung hinweist, wußten wir bis heute nicht mehr, als daß das Dinophilusweibchen zweierlei Eier, kleine und große, erzeugt und aus den kleinen bei Befruchtung die Männchen, aus den großen die Weibchen entstehen. Der vorliegenden Arbeit gelingt es zwar nicht, die Frage der Geschlechtsbestimmung zu lösen, sie gibt aber ein solides Fundament für weitere Untersuchungen.

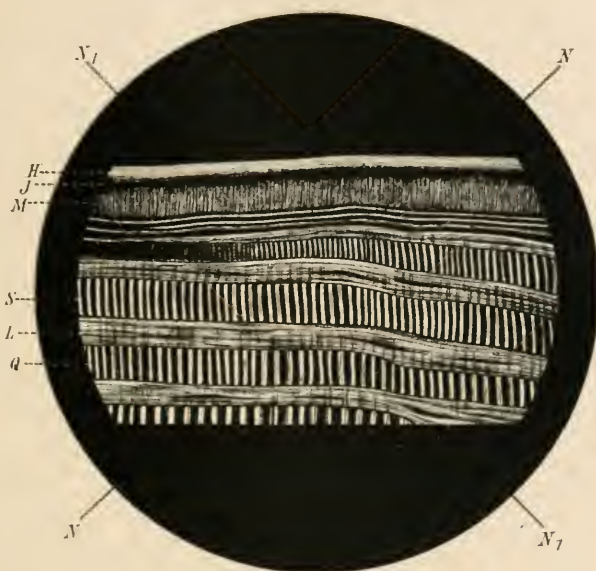
Das Weibchen von *D. apatris* legt die befruchteten Eier in einen Kokon ab. Bevor die jungen Weibchen denselben verlassen, werden sie von den rudimentären Männchen begattet. Inzucht ist also bei Dinophilus die Regel. Die Männchen, die bald nach der Begattung zugrunde gehen, erzeugen, so viel festgestellt werden kann, nur eine Sorte von Spermatozoen mit zehn Chromosomen. Die Spermatozoen gelangen bei der Begattung in die Leibeshöhle des Weibchens und bleiben hier in zwei Paketen vereinigt, bis die Keimzellen des Ovars die Synapsis hinter sich haben. Nach derselben wachsen die Ovozyten durch Verschmelzung. Eine geschlechtliche Differenzierung besteht aber am Ende der Verschmelzungsperiode noch nicht. Jetzt beginnt die Dotterbildung und damit setzt neues Wachstum ein, wobei aber ein Teil der Ovozyten klein bleibt, zu Männcheneiern wird, der andre Teil stark heranwächst und zu den Weibcheneiern wird. Beide Sorten von Eiern besitzen denselben Chromosomensatz, nämlich zehn Tetraden. »Eine morphologisch erkennbare Ursache für die Differenzierung der Eier in weibliche und männliche in bestimmtem Verhältnis fehlt vollständig«.

Erst jetzt erfolgt die Besamung und nach der Ablage die Reifung. Alle gereiften Eier haben zehn Chromosomen. Die diploide Chromosomenzahl beträgt somit 20.

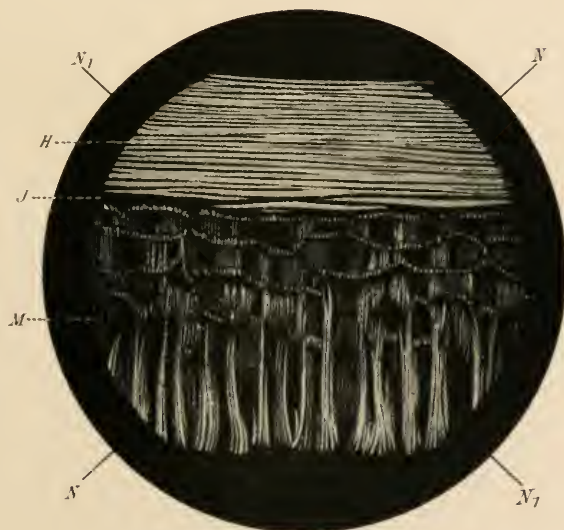
Die experimentellen Ergebnisse der Arbeit sind folgende: es lassen sich bei Dinophilus Rassen unterscheiden, die sich konstant zeigen in bezug auf Geschlechtsverhältnis. Bei manchen Rassen sind Männchen und Weibchen in der gleichen oder fast der gleichen Zahl vorhanden, bei andern überwiegen die Weibchen mehr oder minder. Dabei läßt sich das Geschlechtsverhältnis, wie Kälte- und Wärmeexperimente zeigten, nicht oder nur in geringem Maße durch äußere Faktoren modifizieren, entgegen den Angaben von Malsen, die aber einer kritischen Betrachtung nicht standhalten, da sie an Massenkulturen gewonnen wurden.

Wird ein Weibchen nicht begattet, so erzeugt es dennoch die zweierlei Eier. Parthenogenetische Entwicklung fand in dem Material des Verf. nicht statt.

J. Seiler, Schlederloh (Isartal).

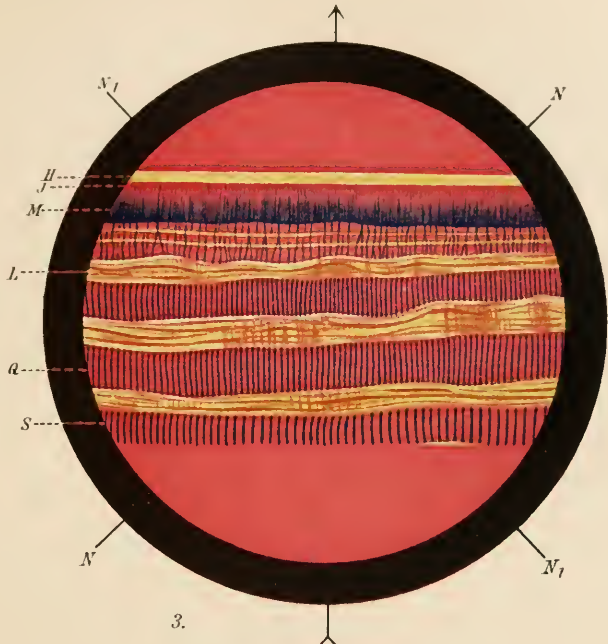


1.

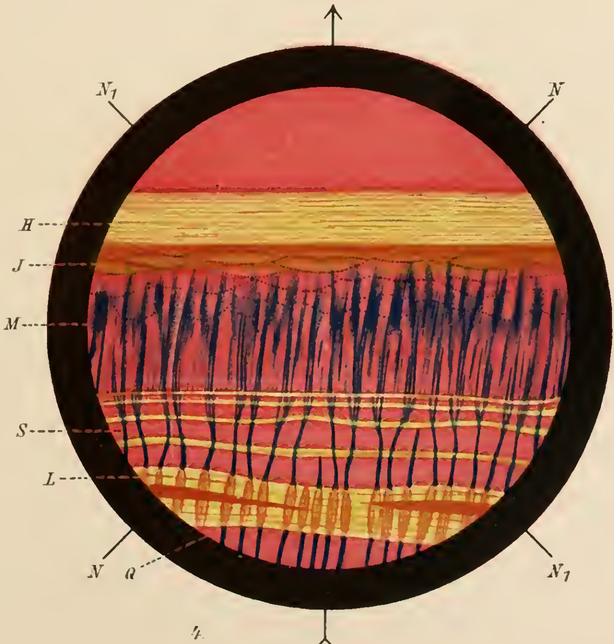


2.

W. J. Schmidt gez. Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



3.

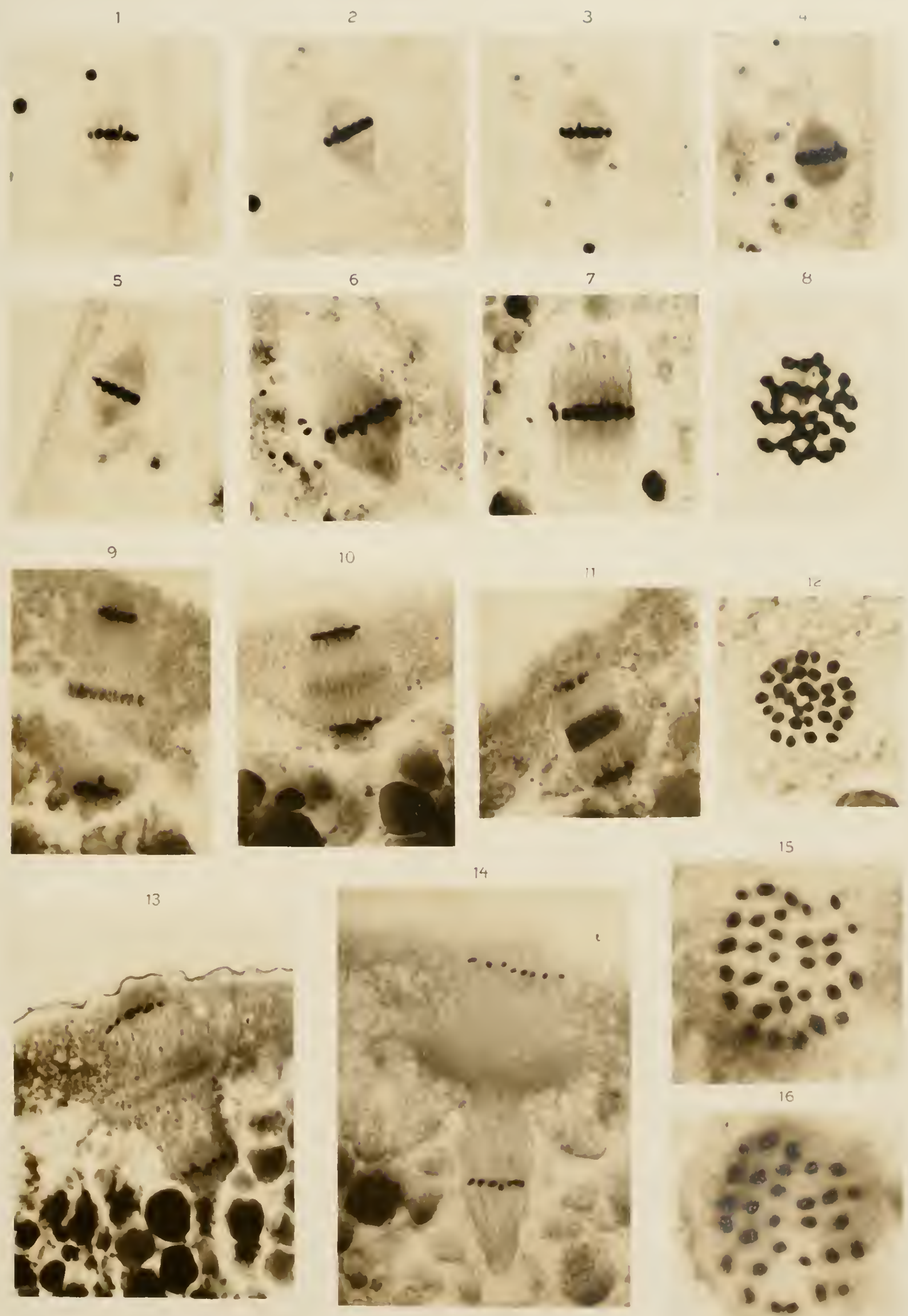


4.

W. J. Schmidt gez.

Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig



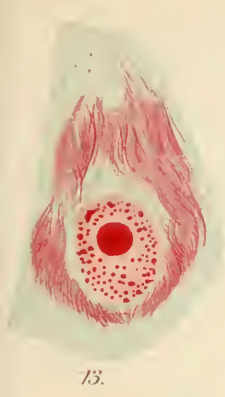
phot. Bengelsdorff-Seiler

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

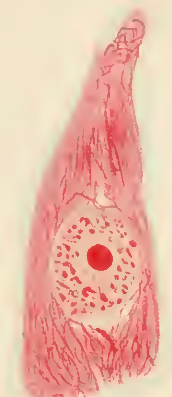


Lutz gez.

Verlag v Wilhelm [Engelmann]



13.



14.



15.



16.



17.



18.



19.



23.



20.



21.



22.

mann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



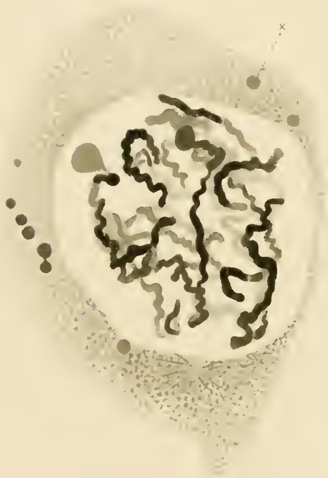
1



3

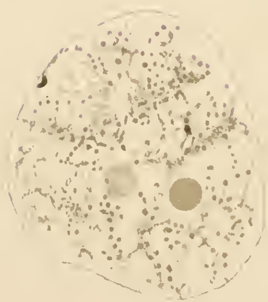


2

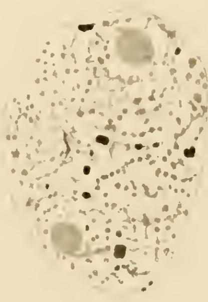


9

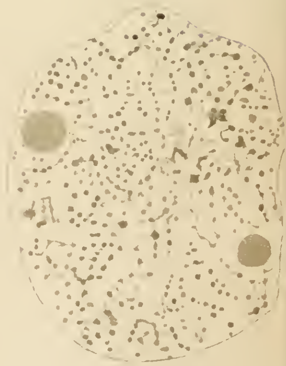
12

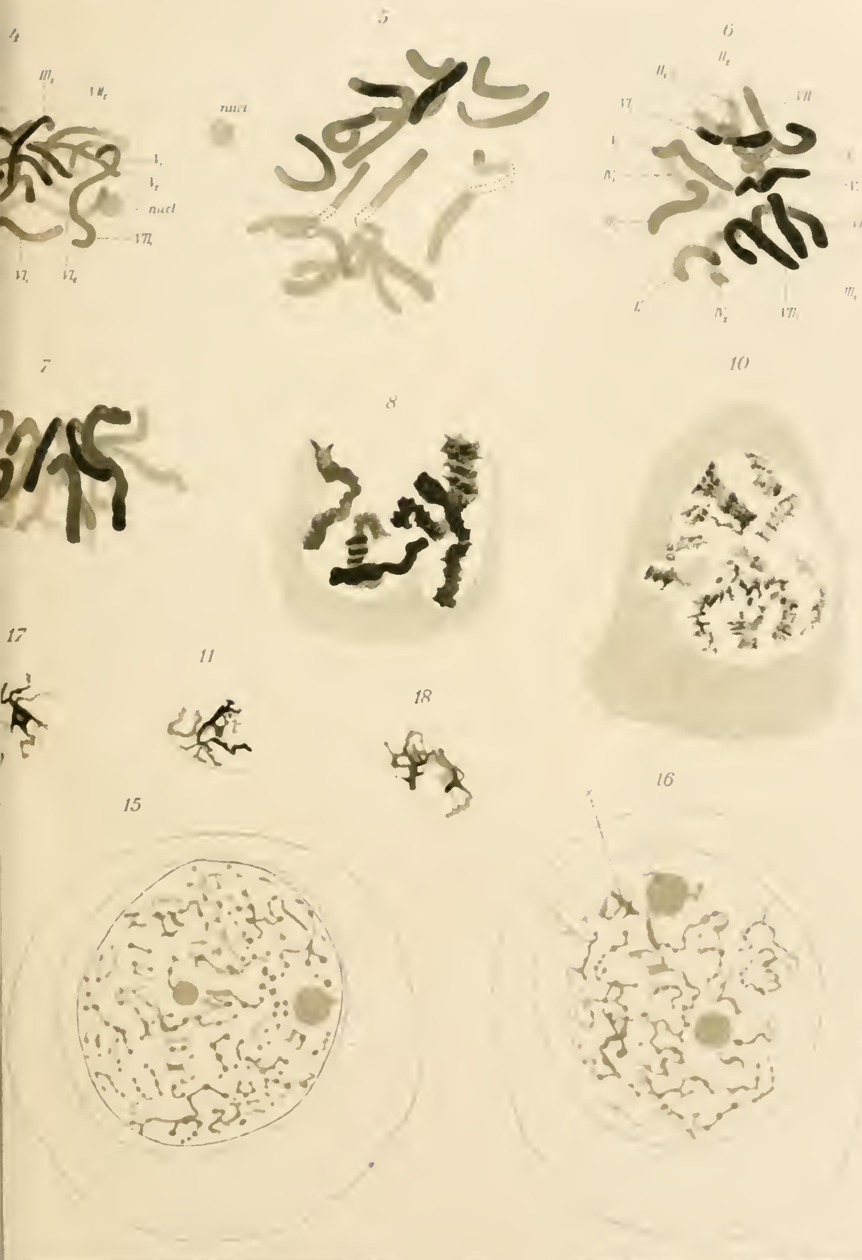


13



14




4
5
6
nucl
nucl
7
8
10
17
11
18
15
16

19



20



23ᵃ

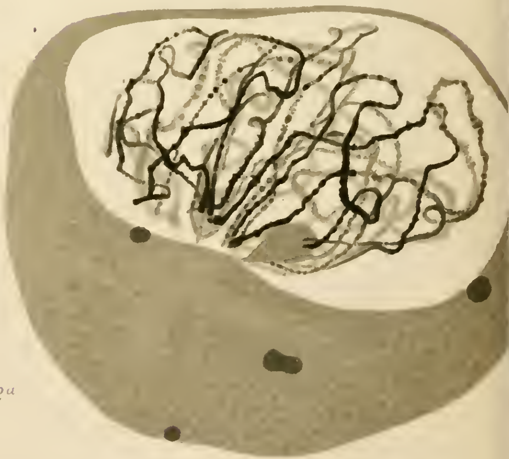


22ᵇ



21

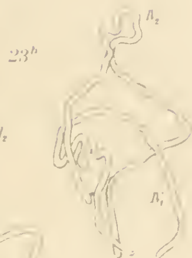


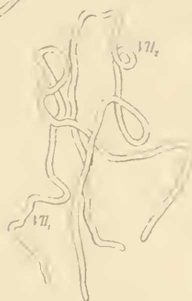
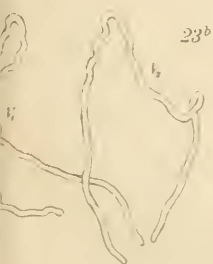


22ᵃ



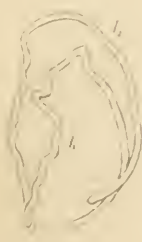
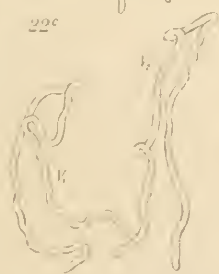
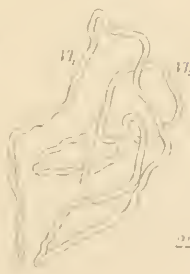
23b
I_1
III_1
III_2

II_2
II_1

23b
IV_2
IV_1

23b
VI_1
VI_2

VII_2
VII_1

23b
V_2
V_1

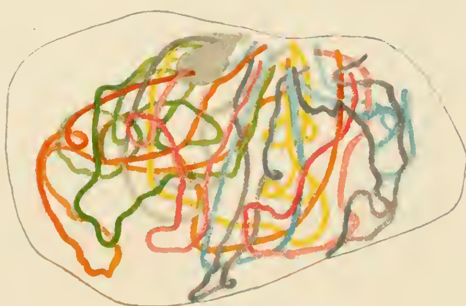
IV_1
IV_2
22c

III_1
II_1
III_2

II_2

I_1
I_2

22c
V_2
V_1
22c

VI_1
VI_2
22c

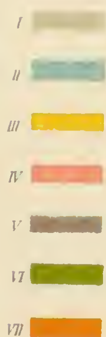
VII_2
VII_1

24

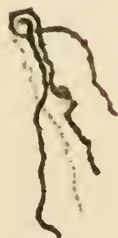


25

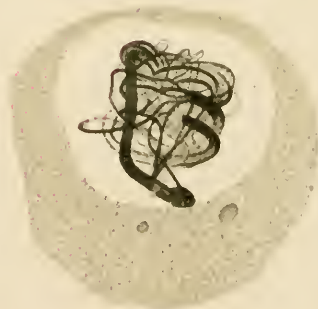




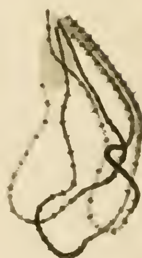
27



30

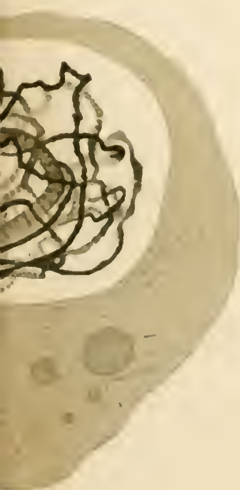


29b



Gelei del.


26

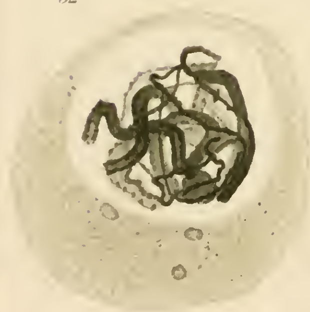

29a

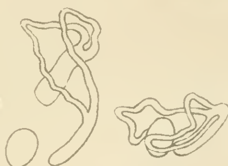

28a


28b


31^{a}


33^{a}


32^{a}


32^{b}


31^{b}


34


32^{b}


33^{b}


32^{b}

38



37



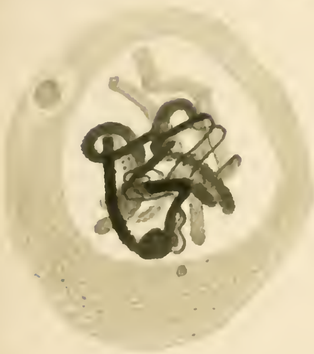
39



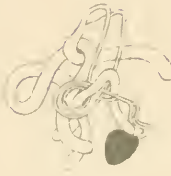
40



36ᵃ



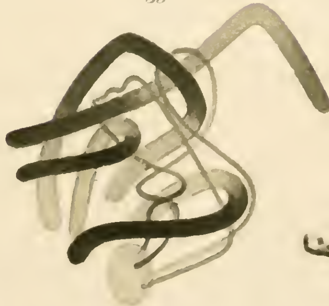
36ᵇ



41



35ᵇ



35ᵃ



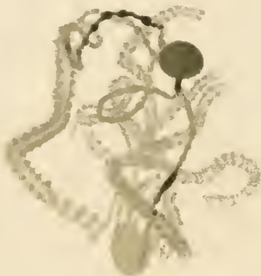
43



42



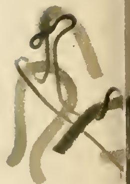
44a



45a



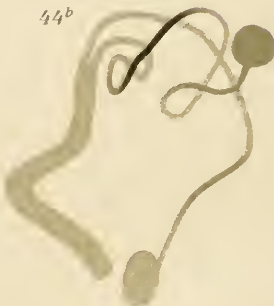
45b



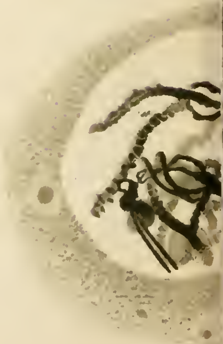
46



44b



50a



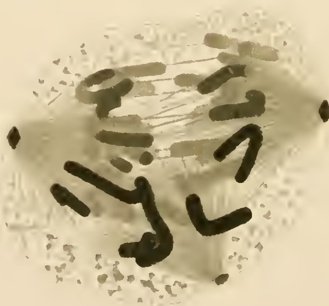
53



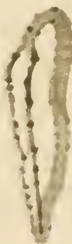
54



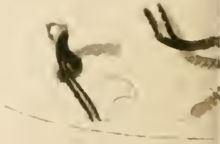
56



55



50b





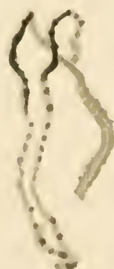
49



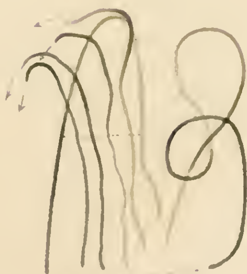
48



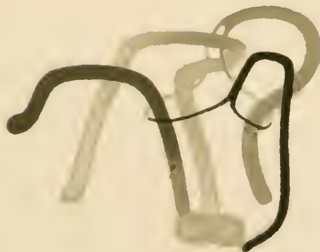
51^{a}



52



51^{c}



51^{b}

65



57^b



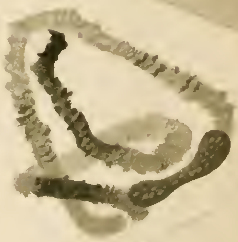
64



57^a



60



Geiei del


63


58


59^b


62


59^a


61

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem,** Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.—* für den Druckbogen und 40 Sonderdrucke. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und *druckfertig* einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und diese müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besonderen* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden.

III. Chromosomenkoppelungen bei Solenobia pineti, Z. Eine zytologische Basis für die Faktorenaustausch-Hypothese.

Von

J. Seiler.

(Biol. Institut von Dr. C. B. Haniel, Schlederlohe [Isartal, Bayern].)

Mit 7 Textfiguren, 12 Tabellen und Tafel XII.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist hervorgegangen aus den Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. Eine oberflächliche Orientierung über die Chromosomen bei *Solenobia pineti Z.* ergab zwei verschiedene diploide Chromosomenzahlen. Es schien also bei dieser Form, gleichwie bei *Talaeporia tubulosa* und *Fumea casta* (vgl. Studie 2) ein unpaares

Geschlechtschromosom vorzuliegen. Aus diesen und aus andern Gründen, die aus der Studie 4 ersichtlich sein werden, wurde *Solenobia pineti* untersucht. Das Material stammt aus dem Grunewald bei Berlin-Dahlem und aus einem Föhrenwald nördlich von Berlin, zwischen Bernau und Liepnitzsee (Mark).

Die eingehende Untersuchung, die in den Jahren 1915—1918 erfolgte, deckte verwickelte Chromosomenverhältnisse auf, die erst nach wiederholten Anstrengungen geklärt werden konnten. Da die Befunde in engstem Zusammenhange stehen mit Ergebnissen der modernen Erblichkeitsforschung, die unter dem Namen Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch (Crossing over) zusammengefaßt werden können, so sei über sie sorgfältig berichtet.

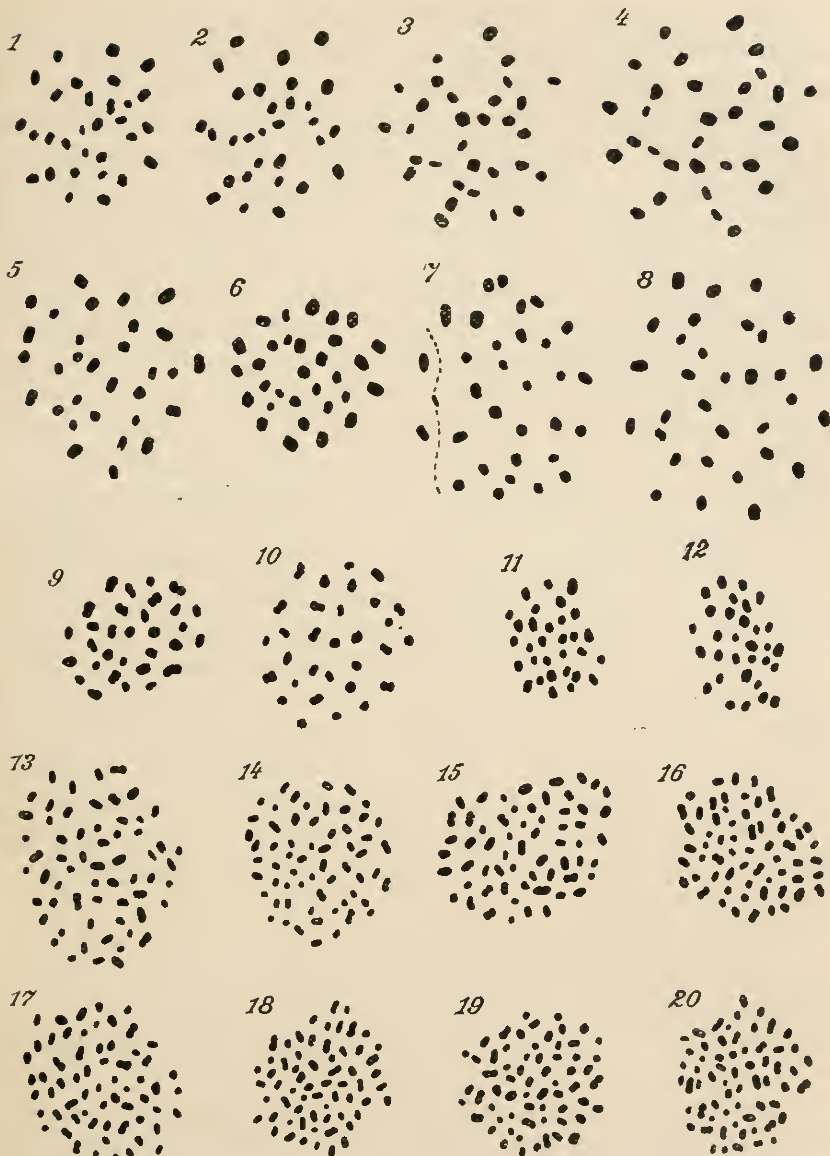
II. Ergebnisse der zytologischen Untersuchung.

1) Die Eireifung.

Die Chromosomenzahl in der Äquatorialplatte im eben abgelegten Ei festzustellen, gelingt bei *Solenobia pineti* noch schwerer als bei den bis jetzt beschriebenen Formen der Psychiden. Bis zu Beginn der Anaphase der ersten Reifeteilung bleiben die Chromosomen durch chromatische Brücken verbunden (vgl. Photogr. 4 der Taf. XII), so daß eine sichere Abgrenzung meist nicht gelingt. Die klarsten Platten zeigen 30 Chromosomen oder 31 oder 32.

Beginnt die Anaphase, so lösen sich die Chromosomen aus den Verbänden, und die Zahl kann in gut getroffenen Tochterplatten mit absoluter Sicherheit festgestellt werden. Textfig. I, 1 und 2 gibt ein Tochterplattenpaar wieder. Sowohl in der äußeren Platte 1 (die den ersten Richtungskörper liefert), wie in der inneren 2, zählen wir 30 Chromosomen. Die Verhältnisse sind schematisch klar; das mag die Photogr. zeigen (Photogr. 13 und 14), die dasselbe Plattenpaar in derselben Orientierung wiedergibt. Die Chromosomen der ersten Platte (Phot. 13) liegen nicht ganz genau in der optischen Ebene; ein Chromosom, rechts oben gelegen, war nur noch in einem Schatten auf die Platte zu bringen.

Ist bei *pineti*, wie bei *F. casta*, *T. tubulosa* und andern daraufhin untersuchten Schmetterlingen die erste Reifeteilung die Reduktionsteilung, so wäre demnach, im Gegensatz zu *casta* und *tubulosa*, kein unpaares Geschlechtschromosom vorhanden. Wir werden weiter darauf zu achten haben, ob ein inäquales homologes Chromosomenpaar nachzuweisen ist, also der *Y X*-Geschlechtschromosomentypus vorliegt. Dieses erste Plattenpaar spricht nicht dafür. Die Abb. 1 und 2 der Textfig. I, in der an der gegenseitigen Lage die Tochterchromosomen leicht erkannt und verglichen werden können, zeigt wohl Differenzen; die liegen aber innerhalb der möglichen Beobachtungsfehler. Zum Vergleich der Größenverhältnisse darf die



Textfig. I. 1 und 2 zusammengehörige Tochterplatten der ersten Reifeteilung im Ei von *S. pineti* mit je 30 Chromosomen.
3 und 4, 5 und 6, dasselbe, aber mit je 31 Chromosomen.
7 und 8, » » » » 32 » , hier liegt die äußere Platte (die des I. Richtungskörpers) auf zwei Schnitten.
9 und 10 zusammengehörige Tochterplatten der zweiten Reifeteilung im Ei von pineti mit je 31 Chromosomen.
11 und 12, dasselbe aus einem andern Ei.
13, 14, 15, Blastodermäquatorialplatten dreier Embryonen mit je 61 Chromosomen
16, 17, dasselbe aus zwei Embryonen mit 62 Chromosomen.
18, 19, 20, » » » » » 63 »
Vergrößerung ca. 3000×. Gezeichnet mit dem Zeichenapparat v. ZEISS nach ABBE.

Photographie natürlich nicht benutzt werden, denn die gibt nichts weniger als ein objektives Bild derselben. Die Tuschezeichnungen der Fig. I dagegen geben die wirklichen Verhältnisse mit der größtmöglichen Genauigkeit.

Die Textfig. I, 3 und 4 gibt ein weiteres Plattenpaar; es ist so klar und so ideal getroffen wie das erste, zeigt aber 31 Chromosomen und zwar in beiden Platten. Ein unpaares X-Chromosom ist also auch hier nicht vorhanden; und vergleichen wir die homologen Chromosomen, die wieder leicht herausfindbar sind, so müssen wir ferner feststellen, daß ein zweifelloses inäquales Paar (XY-Chromosom) nicht vorhanden ist. Ein weiteres Plattenpaar, Textfig. I, 5—6, zeigt genau dasselbe. Wieder haben wir 31 : 31 Chromosomen. Überraschenderweise ist aber die Chromosomenvariation bei *pineti* damit noch nicht erschöpft. Eine dritte Sorte von Eiern hat in ihren Tochterplatten der ersten Reifeteilung 32 : 32 Chromosomen, wie Textfig. I, 7—8 zeigt. Die eine Platte ist zerschnitten, was die punktierte Linie andeutet. Im übrigen aber sind die Verhältnisse ganz eindeutig. Auch für dieses Plattenpaar gilt dasselbe, was wir für die früheren sagten.

Da diese Feststellungen vom Üblichen abweichen und eine Variation in der sonst so konstanten Chromosomenzahl erkennen lassen, schien es notwendig, den Befunden sorgfältig nachzugehen, einmal, um sie zu bekräftigen, dann aber, um die Variationsbreite zu erfassen. Die Resultate der Untersuchungen stellt die Tab. I zusammen. Sämtliche in die Tabelle aufgenommenen Beobachtungen halten wir für eindeutig und richtig. War die Zählung in einer der Tochterplatten nicht eindeutig oder nicht möglich, so fehlt die Zahl. Liegt eine Platte auf zwei Schnitten, so ist die Summe der Chromosomen eingeklammert. Wer diese Fälle bezweifelt, mag sie weglassen; es ändert nichts an folgenden, sicherstehenden Tatsachen:

1. *Pineti* besitzt in der ersten Reifeteilung im Ei entweder 30 oder 31 oder 32 Chromosomen.
2. Ein unpaares X-Chromosom ist nicht vorhanden.
3. Soviel wie festgestellt werden kann, liegt auch ein inäquales XY-Paar nicht vor.

Für die Interpretation der Befunde ist nun ausschlaggebend zu wissen, ob die Eier, die einem Gelege angehören, also von einem Weibchen stammen, die gleiche Chromosomenzahl haben. Wir fixierten und untersuchten jedes Gelege einzeln. Bei der großen Schwierigkeit, eindeutige Chromosomenplatten im Ei zu erhalten, ist es nur in relativ wenigen Fällen gelungen, aus einem Gelege eine größere Anzahl von verwendbaren Platten zu erhalten. Doch zeigt die Tabelle mit genügender Klarheit, daß die Chromosomenzahl innerhalb eines Geleges im allgemeinen gleich ist. Gelege Nr. 69 (Ei

Tabelle I.

Die Chromosomenzahl in den Tochterplatten der 1. Reifeteilung im Ei von Sol. pineti.

Ei Nr.	Gelege Nr.	Chromosomenzahl der inneren Platte	Chromosomenzahl der äußeren Platte	Bemerkungen
1	16	30	—	(! = abweichende Chromosomenzahl innerhalb eines Geleges. Bei eingeklammerten Zahlen sind die Platten zerschnitten, liegen auf zwei Schnitten).
2	15	30	—	
3	15	—	30	
4	92	—	30	
5	92	—	30	
6	51	30	30	
7	31	31	31	
8	31	30 (?)	—	
9	59	30	30	
10	59	—	31	!
11	53	30	—	
12	53	—	30	
13	53	30	30	
14	53	30	30	
15	90	—	31	
16	86	—	31	
17	86	—	31	
18	87	31	—	
19	87	31	31	
20	87	31	—	
21	87	31	31	
22	29	31	(31) 2 + 29	
23	30	32	(32) 30 + 2	
24	69	31	(31) 27 + 4	
25	69	31	—	
26	69	31	31	
27	69	—	31	
28	69	31	31	
29	69	31 (?)	31	
30	69	31	(31) 26 + 5	
31	69	(31) 4 + 27	31	
32	69	31	31	
33	69	31	31	
34	69	—	31	
35	69	31	—	
36	69	(31) 19 + 12	31	
37	28	(30) 4 + 26	(30) 19 + 11	
38	28	(30) 26 + 4	(30) 26 + 4	
39	28	—	31	!
40	28	(30) 28 + 2	(30) 11 + 19	
41	28	30	(30) 5 + 25	
42	28	—	(30) 23 + 7	

Tabelle I (Fortsetzung).

Ei Nr.	Gelege Nr.	Chromosomenzahl der		Bemerkungen
		inneren Platte	äußeren Platte	
43	28	—	(30) 11 + 19	
44	28	30	—	
45	28	30	(30) 3 + 27	
46	85	—	30	
47	85	—	31	
48	85	31	31	
49	85	31	(31) 27 + 4	
50	85	31	31	
51	85	31	31	
52	85	—	(31) 22 + 9	
53	85	31	—	
54	85	(31) 29 + 2	—	
55	85	—	(31) 9 + 22	
56	85	—	(30) 17 + 13	!
57	85	—	(31) 13 + 18	
58	85	31	—	
59	85	31	31	
60	85	31	31	
61	17	—	32 : —	! (Tochterplatten der
62	17	31	31	II. R.-T.)
63	17	— : —	31 : 31	dito
64	17	(31) 18 + 13	31	
65	17	31 : —	31 : 31	dito
66	17	31	31	
67	17	31	(31) 11 + 20	
68	17	31	—	

Nr. 24—36) hat z. B. 31 Chromosomen, Gelege 53 (Ei 11—14) hat 30 Chromosomen usw. Von dieser Regel aber gibt es Ausnahmen. Sie sind in der Tabelle mit ! bezeichnet. Gelege 59 (Ei 9 und 10), Gelege 28 (Ei 37—45), Gelege 17 (Ei 61—68) hat je eine Ausnahme, Gelege 85 (Ei 48—60) hat zwei Ausnahmen. Die Differenz beträgt je ein Chromosom. Diese Ausnahmen werden uns später noch genau beschäftigen.

Der Verlauf der zweiten Reifeteilung ist für uns namentlich der Geschlechtschromosomenfrage wegen wichtig. Es wäre ja möglich, daß bei *pineti* die zweite Reifeteilung die Reduktionsteilung ist; wir haben uns deshalb bemüht, auch Tochterplatten der zweiten Reifeteilung zu erhalten, was in drei Fällen auch gelungen ist. Die Textfig. I, 9 und 10 (Ei Nr. 65 der Tab. I) gibt das Tochterplattenpaar des Richtungskörpers wieder. Beide Platten haben 31 Chromosomen. Von der inneren Spindel ist eine Tochterplatte vollständig und auf einem Schnitt und zeigt eben-

falls 31 Chromosomen. Die andre Platte ist unklar. Textfig. I, 11 und 12 zeigt ein weiteres Plattenpaar der zweiten Reifeteilung (Ei Nr. 63 der Tabelle) mit 31 : 31 Chromosomen.

Wir können demnach mit Bestimmtheit schließen, daß in dem vorliegenden Material ein unpaares X-Chromosom nicht vorhanden ist. Für die Anwesenheit eines XY-Paares konnten keine Beobachtungstatsachen erbracht werden.

2) Die Samenreifung.

Hodenmaterial von *pineti* besitzen wir leider nur wenig. Die Samenreifung findet früh im Frühjahr statt, früher als bei andern verwandten Psychiden, z. B. bei *tubulosa*, so daß wir den richtigen Moment zum Fixieren von Hoden nie ganz trafen.

Da es uns vorläufig nur auf die Chromosomenzahl ankommt, stellen wir die Zählergebnisse tabellarisch zusammen (vgl. Tab. II).

Tabelle II.
Die Chromosomenzahl in den Spermatozyten von Sol. pineti.

Nr. der ♂	Chromosomenzahl	Zahl der ausgezählten Äquatorialplatten der I. Reifeteilung	II. Reifeteilung
1	30	—	3
2	31	—	13
3	31	2	1
4	31	6	9
5	32	1	—
6	32	3	—
7	32	10	5
		22	31

Gleich wie bei den Eiern, finden wir in den Spermatozyten drei verschiedene Chromosomenzahlen, nämlich 30, 31 und 32. Von sieben Männchen hatte eines in allen auszählbaren Chromosomenplatten 30 Chromosomen, drei hatten 31 (vgl. Textfig. II, 1 und 2), und drei hatten 32 Chromosomen (Textfig. II, 3 und 4). Abweichungen von der üblichen Chromosomenzahl innerhalb eines Hodens fanden wir nicht. Da wir ungefähr gleich viel Spermatozyten wie Ovozyten ausgezählt haben, in den Ovozyten aber bestimmt in fünf Fällen Abweichungen in der Zahl festgestellt werden mußten, so besteht also darin ein Unterschied zwischen Männchen und Weibchen, auf den wir zurückkommen werden.

Soviel festgestellt werden kann, ist keine der beiden Teilungen inäqual.

3) Die diploide Chromosomenzahl.

Von allen bis jetzt untersuchten Psychiden hat *pineti* die kleinsten Chromosomen, bietet infolgedessen der Untersuchung große Schwierigkeiten. Es ist nicht daran zu denken die diploide Chromosomenzahl in den Spermatogonien und Ovogonien festzustellen. Auch in diesem Fall aber erweisen sich die Blastodermmitosen dazu sehr geeignet. Wählt man zum Auszählen ausschließlich Platten, die ganz in der Ebene des Schnittes liegen und vollkommen unverletzt sind, und die in der Abgrenzung auch nicht eines Chromosoms Zweifel offen lassen, so läßt sich die Chromosomenzahl einwandfrei feststellen.

Nach dem bis jetzt Gesagten ist es selbstverständlich, daß wir mehrere diploide Chromosomenzahlen zu erwarten haben. Wir fanden die Zahlen 61, 62 und 63. Die Textfig. I, 13—15 (S. 173) gibt drei Platten mit 61, die Textfig. I, 16 und 17 hat 62 und I, 18—20 hat 63 Chromosomen.



Textfig. II. Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung im Hoden von *S. pineti*.
1 und 2, aus einem Männchen mit 31 Chromosomen.
3 und 4, » » » » 32 »
Vergrößerung ca. 3000×. Gezeichnet mit dem Zeichenapparat v. ZEISS nach ABBÉ.

Um zu zeigen, wie klar die Verhältnisse für das Zählen liegen, haben wir zwei Platten photographiert, Photogr. 10 = Textfig. I, 15 mit 61 Chromosomen, Photogr. 11 = Textfig. I, 16 mit 62 Chromosomen. Für den im Sehen von Mikrophotographien Geübten werden die Bilder den Zweck erfüllen.

Das Gesamtresultat der Zählungen zeigt Tab. III in kurzer Übersicht. Wenn immer möglich, wurden in einem Embryo mindestens zwei, im Mittel ungefähr vier Zählungen ausgeführt. Wieder wurden die Gelege einzeln fixiert und untersucht. Besonders muß betont werden, daß wir die Weibchen einzeln in Klausur hielten und denselben kurz nach dem Schlüpfen ein Männchen zur Begattung gaben, die unter Kontrolle erfolgte. Nie kommt bei *pineti* auf ein Weibchen mehr als ein Männchen zur Begattung; denn unmittelbar nachdem diese beendigt ist, biegt das Weibchen mit einer nervösen Hast den Hinterleib ein, streckt die Legeröhre in den Sack, legt die Eier ohne Pause und läßt sich bei seinem Geschäft auch von heftig werbenden Männchen nicht im geringsten stören. Das Weibchen z. B., welches das Gelege Nr. 37 lieferte, schlüpfte 5^{30}, erhielt ein Männchen 5^{35}, die Copula erfolgte sofort und dauerte bis 5^{45}, Beginn der Eiablage 5^{45}, Ende 6^{30}.

Der Tabelle sind folgende wichtige Tatsachen zu entnehmen:

Tabelle III.

Die diploiden Chromosomenzahlen von Sol. pineti in Blastodermmitosen.

Embryo Nr.	Gelege Nr.	Zahl der ausgezählten einwandfreien Chromosomenplatten mit den Chromosomenzahlen:				Bemerkungen: ! = Embryonen mit verschiedenen Chromosomenzahlen.
		60	61	62	63	
1	60		3			
2	67		1 (?)	1		!
3	78			3		
4	78			3		
5	78			4		
6	78			1		
7	22		1			
8	22			4		
9	22			4		
10	22			2		
11	22			2		
12	22			5		
13	22		6			
14	22			4		
15	22			2		
16	22		4			
17	22			5		
18	79		4			
19	79			4		
20	79			4		
21	39			4		
22	74			1		
23	74			4		
24	37			4		
25	37		4			
26	37		4			
27	37			3		
28	37	1	1			!
29	37		2			
30	37			4		
31	37			1		
32	37		4			
33	37		2			
34	37		2			
35	37		4			
36	37	1	1			!
37	37		4			
38	37		4			
39	37			4		
40	37			4		

Tabelle III (Fortsetzung).

Embryo Nr.	Gelege Nr.	Zahl der ausgezählten einwandfreien Chromosomenplatten mit den Chromosomenzahlen:				Bemerkungen: ! = Embryonen mit verschiedenen Chromosomenzahlen.
		60	61	62	63	
41	37		3			
42	37	1	1	2		! !
43	37			4		
44	37		1	3		!
45	37		4			
46	37			3		
47	37		4			
48	37	1		1		!
49	37			3		
50	37			4		
51	72			4		
52	72			4		
53	77		4			
54	77				3	
55	71		4			
56	71			4		

1. Die Embryonen eines Geleges haben verschiedene Chromosomenzahlen, obwohl keine Digametie vorliegt.

Betrachten wir z. B. Gelege Nr. 78 (Embryo Nr. 3—17), so ist 62 die häufigste Zahl. Mindestens zwei Embryonen aber (Nr. 13 und 16) haben 61 Chromosomen. Bei Gelege Nr. 37 kommen die Chromosomenzahlen 61 und 62 ungefähr gleich häufig vor. Gelege Nr. 77 hat die Zahlen 61 und 63.

2. Ausnahmsweise finden wir bei einem Embryo zwei oder drei verschiedene Chromosomenzahlen (Embryo 28, 36, 42, 44, 48; mit ! in der Tabelle).

III. Deutung der Befunde.

Die mitgeteilten Tatsachen, die auf den ersten Blick verwirrend aussehen, werden uns klar und verständlich, wenn wir bei ihrer Deutung von der Voraussetzung ausgehen, daß uns drei Rassen mit den haploiden Chromosomenzahlen 30, 31 und 32 und ihre Kreuzungsprodukte vorliegen. Wir hätten demnach die wenig dankbare Aufgabe, eine Population verschiedener Chromosomenrassen zu analysieren. Diese Aufgabe wird uns dadurch etwas erleichtert, daß wir die Gameten entstehen sehen.

Sehen wir von den vereinzelten Ausnahmen vorläufig ab, so müssen wir als Hauptpunkt hervorheben, daß ein Tier nur eine Sorte von Keimzellen erzeugt. Sind Chromosomenbastarde vorhanden, so gilt das anscheinend auch für diese. Im ganzen fanden wir

23 Eier	mit	30	Chromosomen;	1 Männchen	mit	30	Chromosomen
48 »	»	31	»	3 »	»	31	»
3 »	»	32	»	3 »	»	32	

Danach müssen folgende Befruchtungsmöglichkeiten bestehen, und folgende diploide Chromosomenzahlen sind zu erwarten, wenn diese einfach der Summe der Chromosomen der einzelnen Gameten entsprechen:

$$30 + 30 = 60$$
$$30 + 31 = 61$$
$$30 + 32 = 62$$
$$31 + 31 = 62$$
$$31 + 32 = 63$$
$$32 + 32 = 64$$

Diese diploiden Zahlen erhielten wir auch tatsächlich. Einzig die beiden Extreme mit 60 und 64 Chromosomen fehlen. Das könnte vielleicht darauf zurückzuführen sein, daß die untersuchte Population (56 Embryonen) zu klein war. Wenn wir nur die Embryonen berücksichtigen, in welchen mindestens zwei übereinstimmende Zählungen gelungen sind, so fanden wir:

60	Chromosomen	bei	—	Tieren	= 0%
61	»	»	18	»	= 37,5%
62	»	»	29	»	= 60,4%
63	»	»	1	»	= 2,1%
64	»	»	—	»	= 0%

Man könnte versucht sein, aus dem Verhältnis der verschiedenen Gameten das zu erwartende prozentuale Verhältnis der möglichen Kreuzungsprodukte zu errechnen. Sind alle Befruchtungsmöglichkeiten erschöpft, so müssen wir erhalten:

					tatsächliches Ergebnis
Embryonen	mit	60	Chromosomen	4,5%	0%
»	»	61	»	22,6%	37,5%
»	»	62	»	41,7%	60,4%
»	»	63	»	29,5%	2,1%
»	»	64	»	1,7%	0%

Die Übereinstimmung zwischen dem errechneten und dem tatsächlichen Verhältnis ist gering. Etwas besser ist sie, wenn wir annehmen,

daß das Verhältnis der verschiedenen Sorten von Spermatozoen gleich ist dem der Eier; denn die kleine Zahl der untersuchten Männchen wird uns das tatsächliche Verhältnis wahrscheinlich nicht richtig geben.

In beiden Fällen gingen wir jedoch von der falschen Voraussetzung aus, daß die diploide Chromosomenzahl gleich ist der Summe der Chromosomenzahlen der beiden Keimzellen. Wäre das der Fall, so dürfte ein befruchtetes Weibchen, wenigstens wenn wir einen Augenblick die relativ

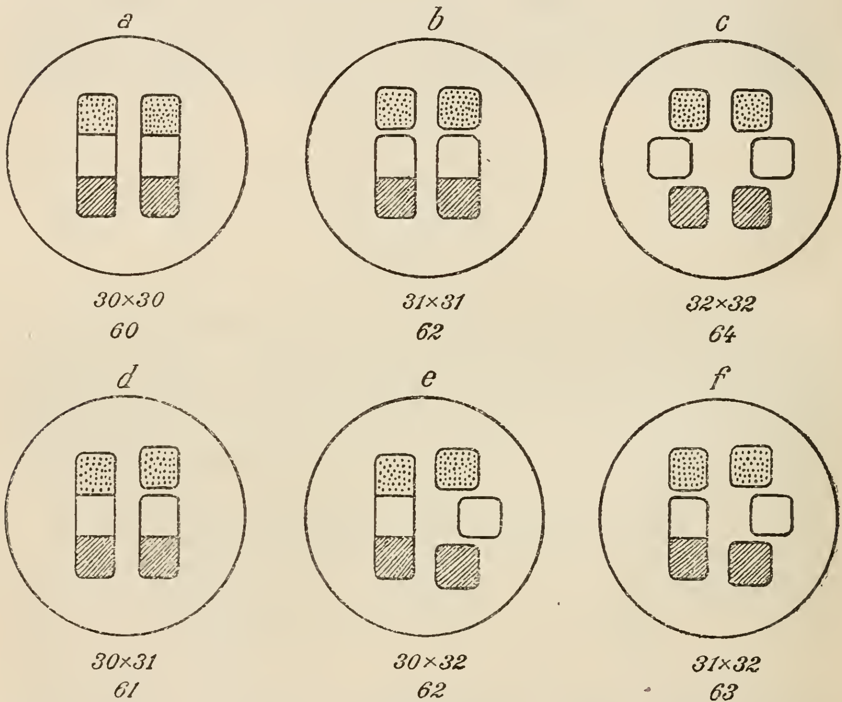


Fig. III.

geringe Zahl der Ausnahmechromosomenzahlen der Eireifung außer acht lassen, nur eine Sorte von Embryonen erzeugen. Das tun sie aber nicht, wie die Tab. III zeigte. Wie sind diese Tatsachen zu erklären?

Wir konnten mit Bestimmtheit feststellen, daß zwischen den vorliegenden Chromosomenrassen keine physiologische Barriere bestehen kann und in der freien Natur eine ungehemmte Bastardierung erfolgen muß; denn gaben wir einem frisch geschlüpften Weibchen ein Männchen (Weibchen und Männchen trugen wir auf dem Puppenstadium aus der freien Natur ein), so erfolgte ausnahmslos sofort die Begattung. Wir hatten Gelegenheit, das Experiment mit gleichem Erfolge wohl gegen

400 Male auszuführen, da wir ebenso viele Gelege für diese Untersuchung brauchten. Nun besitzen wir Chromosomenplatten von 15 verschiedenen Weibchen und untersuchten die Samenreifung in sieben verschiedenen Männchen. Ein Teil dieser Tiere muß bestimmt Bastardnatur gehabt haben. In keinem einzigen Fall dagegen entdeckten wir während der Reifeteilungen etwas, was auf eine Bastardnatur hingewiesen hätte (abgesehen vielleicht von den Ausnahmschromosomenzahlen mit ! in Tab. I).

Im Gegensatz dazu sahen wir bei einem früher untersuchten Chromosomenbastard von *Phragmatobia fuliginosa* (vgl. Seiler, 1917), die Conjugation zwischen den beiden elterlichen Garnituren mit 28 und 29 Chromosomen so verlaufen, daß die Bastardtetrade an der Form unzweifelhaft erkennbar war; und in der ersten Reifeteilung, der Reduktionsteilung, können wir im Mikroskop die Aufspaltung in die beiden elterlichen Garnituren mit 28 und 29 Chromosomen verfolgen.

Im Chromosomenbastard von *pineti* dagegen muß die Conjugation so verlaufen, daß eine Garnitur auf die andre sich einstellt. Bei den

Bastarden	30 + 31	erhalten	wir	entweder	30	Tetraden	oder	31
»	30 + 32	»	»	»	30	»	»	32
»	31 + 32	»	»	»	31	»	»	32

Welche dieser beiden Möglichkeiten jeweils eintritt, können wir nicht sagen. Nur so viel ist den Tatsachen zu entnehmen, daß für eine bestimmte Kreuzung nur eine Art der Conjugation typisch ist. Das folgt aus den Daten der Tab. I und II. Von dieser Regel gibt es allerdings Ausnahmen und zwar, wie es scheint, nur in der Eireifung. Wir werden darauf zu sprechen kommen. Aus der Tatsache ferner, daß die Conjugation so glatt verläuft und ein Umstellen der einen Garnitur auf das Aussehen der andern eintritt, schließen wir, daß die drei Chromosomenrassen einander sehr nahe stehen und sich nur darin unterscheiden, daß in der Rasse mit haploid 30 Chromosomen ein Chromosom »mehrwertig« ist und bei den Rassen mit 31 und 32 Chromosomen in zwei bzw. drei Teile aufgesplittert ist; die Veränderung könnte auch zwei Chromosomen betreffen; doch glauben wir, auf Grund von vergleichenden Betrachtungen, daß die Änderung sich nur an einem Chromosom vollzieht, oder, nehmen wir das ganze Sortiment, an einem Paar homologer Chromosomen.

Ein Vergleich der Größenverhältnisse der Chromosomenplatten mit 30, 31 und 32 Chromosomen (Textfig. I und II) führt zu dem Schluß, daß wir das Chromosomen der Platten mit 30 Chromosomen nicht erkennen können, das bei 31 in zwei, bei 32 in drei Teile aufgesplittert ist. Es muß wohl eines der größten aufsplittern; so würden drei Chromosomen von der Größenordnung der kleinen Chromosomen entstehen. Bei dieser Sachlage

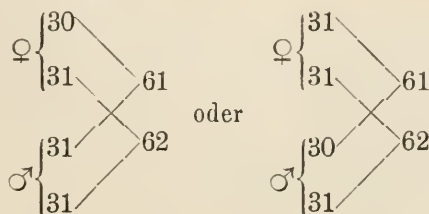
ist es verständlich, daß das »Sammelchromosom« nicht erkennbar ist. Wir betonen, daß es für die folgenden Überlegungen übrigens im Prinzip belanglos ist, ob das Aufsplittern an zwei Chromosomen, oder, wie wir annehmen, nur an einem sich vollzieht.

Die nächstliegenden Vorstellungen über den Zusammenhang der drei Chromosomenrassen versinnbildlichen die drei ersten Schemata der Textfig. III. In der Rasse mit diploid 60 Chromosomen sind die drei Segmente des in Umwandlung begriffenen Chromosomenpaares, das allein in den Schemata gezeichnet ist, noch vereinigt (Schema *a*). Bei der Rasse mit 62 Chromosomen (31 + 31) sind die punktierten Segmente selbständige Chromosomen (Schema *b*); natürlich könnte ebensogut die Aufsplitterung am andern Chromosomenende beginnen und das schraffierte Stück frei sein. Bei der Rasse mit 64 Chromosomen (Schema *c*) sind alle drei Segmente frei. Aus diesen drei Rassen ergeben sich die Chromosomenbastarde, die die Schemata *d*, *e* und *f* kennzeichnen.

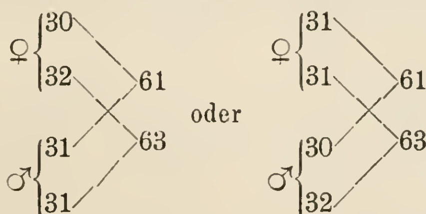
Es ist so viel wie sicher, daß unsre Schemata die wirklich vorliegenden Verhältnisse richtig treffen. Einen strikten Beweis dafür vermögen wir aber vorläufig nicht zu erbringen. Wir können nur darauf hinweisen, daß wir bei zwei andern Schmetterlingen mit gleichen oder ähnlichen Chromosomenverhältnissen wie *pineti*, bei *Ph. fuliginosa* und bei *L. monacha* mit Leichtigkeit direkt zeigen können, daß durch Querteilung eines Chromosoms eine höhere Chromosomenzahl entsteht. Bei der *fuliginosa*-Rasse mit haploid 28 Chromosomen schnürt das große, lange Chromosom an einem Ende ein Teilstück ab, das in der Rasse mit 29 Chromosomen selbständiges Chromosom ist. Bei *L. monacha* sehen wir desgleichen ein langes »mehrwertiges« Chromosom; hier aber nur im männlichen Geschlecht. In der ersten Reifeteilung im Ei ist dieses Chromosom durch drei Querteilungen aufgesplittert in vier selbständige Elemente; nach der Reduktionsteilung vereinigen sich diese vier Elemente wieder, so daß wir in den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung wieder das lange Chromosom vorfinden, dem man häufig an seinen Querkerben ansieht, daß es zusammengesetzter Natur ist.

Die Reifeteilungen in den *pineti*-Bastarden verlaufen, wie schon gesagt, so, als ob reine Rassen vorlägen, und es entsteht scheinbar nur eine Sorte von Gameten. Doch das ist nur Schein, denn auch bei *pineti* erfolgt — gleichwie beim Chromosomenbastard von *fuliginosa* — tatsächlich ein Aufspalten. Das folgt einwandfrei aus den Chromosomenzahlen, die wir unmittelbar nach der Befruchtung auf dem Blastodermstadium in einem Gelege antreffen. Gelege Nr. 37 (Embryo 24—50, Tab. III, S. 179—180) z. B. hat ungefähr gleich häufig die beiden Chromo-

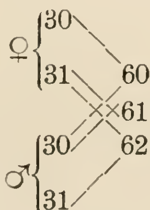
somenzahlen 61 und 62. Wir können das Resultat nur erklären, wenn wir annehmen, daß der eine Elter heterozygot war und die Gameten 30 und 31 bildete, während der andre lauter Gameten mit 31 Chromosomen lieferte. So erhalten wir



Bei Gelege Nr. 77 (Embryo 53 und 54, Tab. III) mit den beiden Chromosomenzahlen 61 und 63 liegt der Fall zweifellos so:



Wären beide Eltern heterozygotisch, so hätten wir ein Gelege mit drei verschiedenen Sorten von Embryonen zu erwarten, etwa nach folgendem Schema:



Ein solches Gelege besitzen wir nicht.

In der kurzen Spanne Zeit also von der Reifeteilung bis zur Blastodermbildung muß das Aufspalten sichtbar werden. Wann genau der Vorgang sich vollzieht, können wir nicht sagen. Da die Chromosomenplatten der Tab. I zum Teil Metaphasen der zweiten Reifeteilung sind, findet also bestimmt bis zu diesem Zeitpunkt keine Veränderung statt. Das Gelege Nr. 17, Tab. I (Ei Nr. 61—68) mit erster und zweiter Reifeteilung würde dafür sprechen, daß auch während der zweiten Reifeteilung noch keine Änderung sich vollzieht. Doch ist natürlich möglich, daß wir es hier mit einem homozygoten Weibchen zu tun haben, das diploid

62 Chromosomen hatte und Gameten 31 : 31 bildet. Es wäre äußerst erwünscht gewesen, wenn wir mehr solcher Gelege mit erster und zweiter Reifeteilung gehabt hätten. Doch glauben wir nicht, daß wir mehr erfahren hätten. Denn die erste Reifeteilung ist bei *pineti* bestimmt die Reduktionsteilung, und bestimmt auch bleibt die Chromosomenkoppelung oder, wenn es sich um das Gegenteil handelt, die Aufsplitterung in der Garnitur, die sich umgestellt hat, noch nach der Reduktion eine kürzere oder längere Spanne Zeit erhalten. Der ursprüngliche Zustand wird wohl erst während der Befruchtung oder sogar erst kurz nachher wiederhergestellt.

Bleiben die Koppelungsverhältnisse, wie wir sie auf dem Blastodermstadium vorfinden, bestehen bis zur Conjugationsperiode, so könnte der Vergleich der Prozentzahlen, mit denen in unserm Material die verschiedenen Sorten von Embryonen und die verschiedenen Sorten von Eiern auftraten, uns vielleicht darüber Aufschluß geben, nach welchen Regeln die Conjugation sich vollzieht. Die folgende Tab. IV, die diese Prozentzahlen enthält, zeigt, daß Übereinstimmung besteht, wenn wir die Ergebnisse einander so gegenüberstellen, wie es in der Tabelle geschieht. Man möchte daraus folgern, daß der Bastard mit 61 Chromosomen Gameten mit 30 Chromosomen bildet. Wir hätten demnach Koppelung zwischen dem 30. und 31. Chromosom der einen Garnitur, doch könnte die etwas zu hohe Prozentzahl der Embryonen (37,5% statt 31,1%) darauf hindeuten, daß auch Gameten 31 : 31 gebildet werden. In diesem Fall hätten wir Aufsplitterung in der Garnitur mit 30 Chromosomen.

Tabelle IV.

Das prozentuale Verhältnis der beobachteten Sorten von Eiern (haploide Chromosomenzahl) und Embryonen (diploide Chromosomenzahl).

Diploide Chrom. Zahl	Zahl der Embryonen	%	Haploide Chrom. Zahl	Zahl der Eier	%
61	18	37,5	30	23	31,1
62	29	60,4	31	48	64,9
63	1	2,1	32	3	4,0

Die Tiere mit 62 Chromosomen sind entstanden aus 31 + 31 und 30 + 32. Das Verhältnis der Homozygoten zu den Heterozygoten beträgt ungefähr 17 : 1, wenn wir der Berechnung das tatsächliche Verhältnis der verschiedenen Sorten von Eiern zugrunde legen. Deshalb ist das vorwiegende Aufspalten 31 : 31 und die ungefähre Übereinstimmung in den Prozentzahlen der Eier mit 31 und der Embryonen mit 62 Chromosomen verständlich.

Diese Ausführungen sollen uns nicht zu bindenden Schlüssen verleiten, denn wir müssen uns bewußt bleiben, daß uns eine Population von Chromosomenrassen vorliegt und die schwebenden Fragen nur gelöst werden könnten, wenn wir von reinen Rassen und systematischen Kreuzungen ausgegangen wären.

Vorläufig müssen wir uns begnügen mit der allerdings bedeutungsvollen Feststellung, daß in Tieren derselben Kreuzungen die Conjugation gleichsinnig verläuft, d. h. immer dieselbe Garnitur sich umstellt. In der Eireifung (vgl. ! in Tab. I) fanden wir diese Regel allerdings durchbrochen, denn in fünf Fällen fanden wir eine Ausnahmechromosomenzahl. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir annehmen, daß hier die Garnitur sich behauptet hat, die sonst sich umstellt und die sonst dominante sich nach ihr umgeordnet hat. Doch müssen wir im Auge behalten, daß auch in Embryonen ab und zu eine vereinzelte Zelle eine Ausnahmechromosomenzahl hat (vgl. ! in Tab. III). Die genetische Chromosomenzahl scheint also relativ leicht abänderbar zu sein.

Trotz der bestehenden Lücken in unsern Beweisführungen, die wir sehr wohl empfinden und selbst gern ausgefüllt hätten, dürften im wesentlichen die Chromosomenverhältnisse von *pineti* geklärt sein. Wir haben es zweifellos mit einer Art zu tun, die sichtlich in Umwandlung begriffen ist, und zwar prägt sich diese Tendenz in den Chromosomenverhältnissen ab, ohne daß wir eine parallel gehende Veränderung in der äußeren Erscheinungsform wahrnehmen könnten. Da das gesamte Material von derselben Lokalität stammt, haben wir es mit einem Beispiel lokalen Polymorphismus zu tun. Wie in solchen Fällen meist, können wir auch hier nicht sagen, wie diese verschiedenen Formen, hier Chromosomenformen, entstanden sind, noch nach welcher Richtung die Umwandlung hinzielt. Ist die Rasse mit der Chromosomenzahl 30 Ausgangspunkt und die mit 32 vorläufiges Endziel der Entwicklung? Oder umgekehrt? Da *Solenobia pineti* mancherorts sich parthenogenetisch fortpflanzt (vgl. Studie IV), könnten experimentelle Untersuchungen im Zusammenhang mit Untersuchungen über die geographische Verbreitung der verschiedenen Chromosomenrassen zu interessanten Resultaten führen (vgl. Ernst: Apogamie !).

Fassen wir zusammen:

1. In dem untersuchten Material von *pineti* befanden sich drei Chromosomenrassen mit haploid 30, 31 oder 32 Chromosomen und deren Kreuzungsprodukte.

2. Die Rasse mit 30 Chromosomen hat ein dreiwertiges Element, das in zwei oder drei selbständige Chromosomen aufsplittern kann. So entstehen die Rassen mit 31 und 32 Chromosomen.

3. Kreuzungen zwischen den verschiedenen Rassen erfolgen ungehemmt und ohne jede Störungserscheinung.

4. In den Chromosomenbastarden wird scheinbar nur eine Sorte von Gameten gebildet.

5. Die verschiedenen Chromosomenzahlen innerhalb ein und desselben Geleges unmittelbar nach der Befruchtung beweisen, daß tatsächlich doch ein Aufspalten stattfindet, und zwar sehr wahrscheinlich in die Gameten, aus denen ein Chromosomenbastard entstanden ist.

6. Die Conjugation verläuft bei einer gegebenen Kreuzung immer (abgesehen von wenigen Ausnahmen) im gleichen Sinne, und zwar so, daß immer dieselbe Garnitur für die Dauer der Conjugation und noch etwas darüber hinaus sich umstellt, auf die Ausbildung der andern.

IV. Die vererbungstheoretische Bedeutung der Befunde.

Welcher Art werden die Vererbungserscheinungen sein, die wir nach dem geschilderten Verhalten des einen Chromosomenpaares bei *pineti* zu erwarten haben? Wie die Untersuchung zeigte, kann zwischen den drei Chromosomenrassen kein tiefgreifender Unterschied sein; wohl kein viel größerer, als zwischen einer weißblühenden und einer rotblühenden Sippe einer Pflanze. Wir nahmen deshalb an, daß die drei selbständigen Chromosomen der Rasse mit 32 Chromosomen in ihrer Gesamtheit genau dem dreiwertigen Sammelchromosom der Rasse mit haploid 30 Chromosomen entsprechen. Bezeichnen wir im folgenden die gleichwertigen Segmente (oder Chromosomen) mit gleichen Buchstaben, und zwar die vom einen Elter mit *A B C*, die vom andern mit *a b c*.

1) Die Koppelungsverhältnisse der Rasse mit 60 Chromosomen.

Die drei Chromosomensegmente *A B C* sind in dieser Rasse vereinigt, machen ein einheitliches Chromosom aus und werden in der Reduktionsteilung natürlich immer gekoppelt übertragen, wie das folgende Schema zeigt (Textfig. IV).

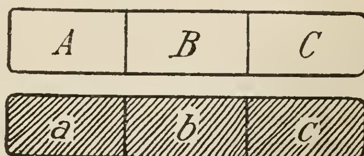


Fig. IV.

Sind uns die Buchstaben zugleich Symbole für die Faktorengruppen, die in diesen Chromosomensegmenten ent-

halten sein mögen, so würde die Rasse mit 60 Chromosomen dadurch sich auszeichnen, daß *ABC*, bzw. *abc* gekoppelt übertragen werden.

2) Die Koppelungsverhältnisse der Rasse mit 64 Chromosomen.

Hier sind, im Gegensatz zu der vorherigen Rasse, die drei Segmente *A B C* und *a b c* selbständige Chromosomen und, nach allem, was wir wissen über Chromosomen, müssen wir annehmen, daß sie bei der Gametenbildung rein nach dem Zufall verteilt werden, nach den Möglichkeiten, die die folgenden Schemata andeuten (Textfig. V).

Sind uns die Buchstaben wieder Symbole für die Faktorengruppen, die in den gleichnamigen Chromosomen enthalten

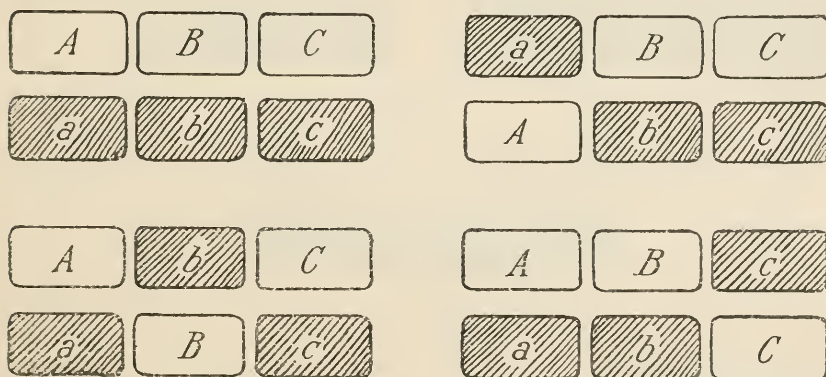


Fig. V.

sind, so würde die Rasse mit 64 Chromosomen dadurch ausgezeichnet sein, daß dieselben Faktorengruppen *A B C*, bzw. *a b c*, nicht gekoppelt übertragen werden, vielmehr unabhängig voneinander aufspalten, wohl nach den Mendelgesetzen, und wir deshalb bei der Gametenbildung die für den Trihybridismus typischen acht verschiedenen Sorten von Gameten erhalten (vgl. Schema).

3) Koppelungsverhältnisse und Austausch in der Rasse mit 62 (31 × 31) Chromosomen.

Diese Rasse ist dadurch charakterisiert, daß in ihr entweder das Segment *A* oder *C* getrennt als selbständiges Chromosom vorliegt und $\widehat{BC}$ oder $\widehat{AB}$ vereinigt sind (was die Bogen über den Buchstaben andeuten). Welche dieser beiden Möglichkeiten verwirklicht ist, läßt sich zytologisch nicht entscheiden. Wir möchten denken, daß tatsächlich

beide vorkommen. Ist das der Fall, so muß die Gametenbildung so verlaufen, wie es die Schemata der Textfig. VI zeigen.

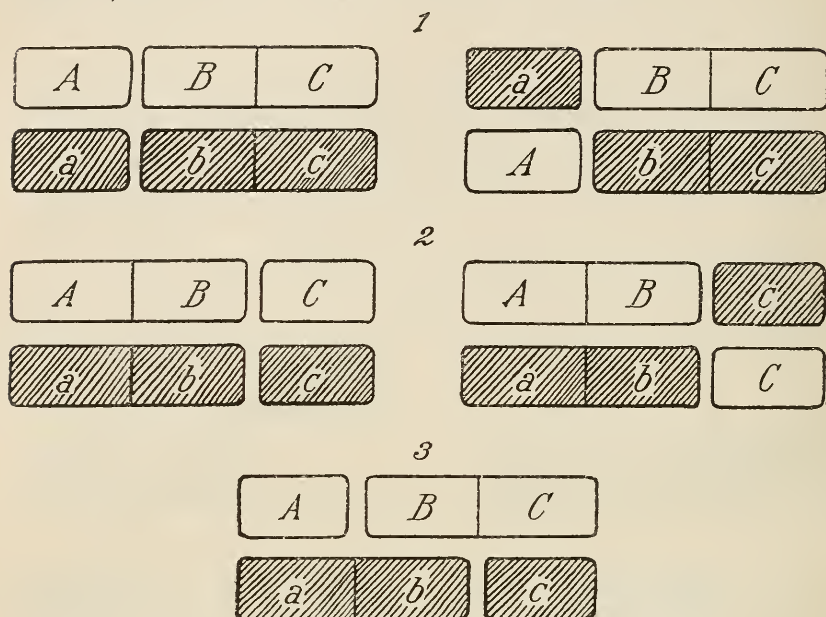


Fig. VI.

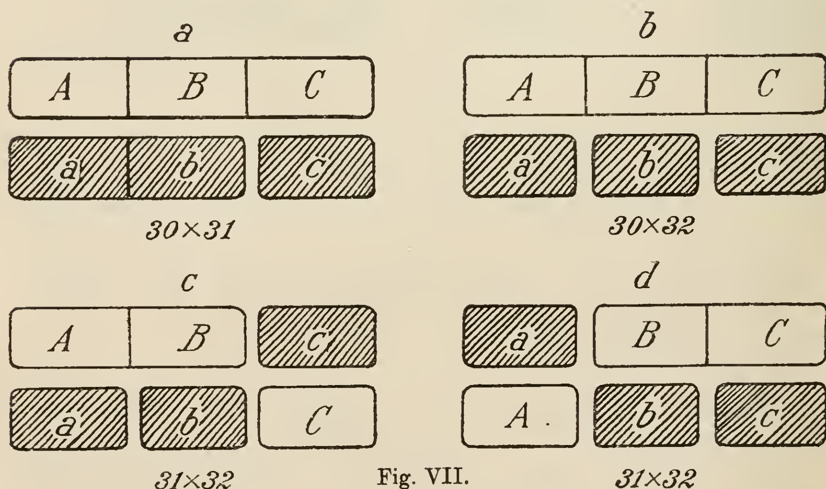


Fig. VII.

Vererbungsexperimente mit der Rasse mit 62 Chromosomen müßten ergeben, daß die Faktorengruppen *B C* (*b c*) gekoppelt übertragen werden und *A a* mendeln (vgl. Schema 1),

oder die Faktoren $A\ B$ ($a\ b$) sind gekoppelt und $C\ c$ mendeln (vgl. Schema 2). Liegt die Kreuzung $A\,.\,\widehat{BC} \times \widehat{ab}\,.\,c$ vor (vgl. Schema 3), so haben wir scheinbar vollständige Koppelung, da nirgends ein freier Austausch möglich ist (vorausgesetzt, daß Koppelung dominiert über Nichtkoppelung, was wahrscheinlich ist; vgl. S. 186!).

Aus dem Gesagten folgt, daß uns hier eine Population aus den beiden Rassen $\widehat{AB}\,.\,C$ und $A\,.\,\widehat{BC}$ mit haploid 31 Chromosomen und deren Kreuzungsprodukt vorliegen könnte und die Gesetze in Anwendung zu bringen wären, die wir gleich für die Populationen ableiten werden.

4) Koppelung und Austausch bei den Bastarden zwischen den Rassen mit 60, 62 (31 × 31) und 64 Chromosomen.

Wir stellten fest, daß in den Chromosomenbastarden von *pineti* zwar im Verlauf der Reduktionsteilung ein Aufspalten nicht in Erscheinung tritt, daß aber tatsächlich ein solches stattfindet und auch etwas nach der Reduktionsteilung sichtbar wird. Die folgenden Schemata *a—d*, Textfig. VII veranschaulichen die Verhältnisse, die vorliegen müssen.

Nur bei dem Bastard 31 × 32 ist ein Austaucsh selbstverständlich (wir benützen das Wort »Austausch« vorläufig natürlich nur im Hinblick darauf, daß die Elemente $A\ B\ C$ als einheitliches Chromosom aufgefaßt werden können), und zwar kann der die Faktorengruppe $C\ c$ (Schema *c*) oder die Faktorengruppe $A\ a$ (Schema *d*) treffen. Für die übrigen Fälle können wir eine bestimmte Regel nicht geben. Bei Weiterzucht, etwa bei Rückkreuzung mit den beiden Elternformen würde sich ergeben, daß die Koppelungsverhältnisse der Ausgangsrassen wieder auftreten, also $A\frown B\frown C$, $A\frown B\,.\,C$ und $A\,.\,B\,.\,C\,.$, und zwar je im Verhältnis 1 : 1, wie das für eine Rückkreuzung ja typisch ist; jedenfalls sehen wir aus unsrer Tab. III, daß in den Gelegen, die zwei verschiedene Sorten von Embryonen haben, das Verhältnis beider ungefähr 1 : 1 ist (vgl. namentlich Gelege Nr. 37!). Wir können das Ergebnis kurz so zusammenfassen:

Die verschiedenen Koppelungsverhältnisse in den Chromosomen $A\ B\ C$ und damit natürlich auch in den Faktorengruppen, die diese Chromosomen übertragen, werden bei *Solenobia pineti* sehr wahrscheinlich mendelistisch vererbt.

5) Koppelung und Austausch in der ganzen Population.

Was uns bei *Sol. pineti* vorliegt, sind nun aber nicht isolierte reine Rassen, vielmehr haben wir eine Population von drei oder vier Rassen und alle denkbaren Kreuzungsprodukte. Wir haben deshalb noch die

Aufgabe, die Gesetzmäßigkeiten klarzulegen, die für die ganze Population bei panmiktischer Vermehrung in bezug auf Koppelung und Austausch in den Chromosomen (Faktorengruppen) $A\ B\ C$ bestehen. Gehen wir bei unsern Überlegungen aus von dem beobachteten Verhältnis der verschiedenen haploiden Chromosomenzahlen, das die folgende Übersicht nochmals wiedergibt:

Zahl der Chromosomen	30	31	32
» » Weibchen	23	48	3
» » Männchen	1	3	3
	24	51	6

Das Verhältnis ist ungefähr 4 : 8 : 1; wir dürfen nun für unsre Zwecke ruhig annehmen, daß das das tatsächliche Verhältnis der verschiedenen Sorten von Keimzellen ist. Was die Keimzellen mit 31 Chromosomen anbelangt, so kann nach den früheren Ausführungen $A\frown B\,.\,C$ oder $A\,.\,B\frown C$ vorliegen, oder es können beide Fälle zusammen vorhanden sein. Wir halten letzteres für das Wahrscheinlichste und nehmen willkürlich an, daß beide Fälle gleich häufig vertreten sind. Demnach hätten wir

$$\begin{array}{ccccccc} A\frown B\frown C & : & A\frown B\cdot C & : & A\cdot B\frown C & : & A\cdot B\cdot C \\ 4 & : & 4 & : & 4 & : & 1 \end{array}$$

Aus diesen vier Sorten von Gameten erhalten wir in F_1 zehn verschiedene Befruchtungsmöglichkeiten, die in der folgenden Tab. V in der ersten Kolonne enthalten sind. Die dritte und vierte Kolonne zeigt die Häufigkeit, mit der die verschiedenen Kombinationen auftreten. Das Zahlenverhältnis unsrer Ausgangsgameten in F_1 zeigt die Tab. VI. Wir sehen, daß das Verhältnis der vier Sorten das gleiche geblieben ist, wie in der P-Generation.

Aus diesen F_1-Gameten erhalten wir für die F_2-Generation wieder dieselben zehn Befruchtungskombinationen, die wir von der F_1-Generation her kennen (vgl. Tab. V). Das Zahlenverhältnis der Kombinationen (vgl. Kolonne 6) ist genau gleich dem der F_1-Generation, und dasselbe Zahlenverhältnis würden wir bei Panmixie auch in allen weiteren Generationen erhalten. Die Tab. VI zeigt ferner, daß auch das Verhältnis der verschiedenen Sorten von Gameten in F_2 das alte geblieben ist. Was übrigens nichts weiteres ist, als eine Demonstration zum Gesetz vom konstanten Zahlenverhältnis aller Genotypen einer Population bei Panmixie (vgl. darüber Lang, S. 61, Baur, 1920 S. 94 und 98).

Wie wir früher betonten, kennen wir die Regel, nach welcher in Bastarden die Conjugation verläuft, nicht mit Sicherheit. Sie kann z. B. in

den Bastarden $A \frown B \frown C \times a \,.\, b \,.\, c$ und $A \frown B \,.\, C \times a \,.\, b \,.\, c$ auf folgende zwei Arten sich vollziehen:

$$1)\ \frac{A \cdot B \cdot C}{a \cdot b \cdot c} \quad \text{oder} \quad 2)\ \frac{A \frown B \frown C}{a \frown b \frown c}$$

$$1)\ \frac{A \cdot B \cdot C}{a \cdot b \cdot c} \quad \text{oder} \quad 2)\ \frac{A \frown B \cdot C}{a \frown b \cdot C}$$

Tabelle V.

Verhältnis der Kombination der Faktorengruppen A B C bei Panmixie in zwei aufeinander folgenden Generationen von Sol. pineti, ausgehend von einem Gametenverhältnis A⁀B⁀C : A⁀B·C : A·B⁀C : A·B·C = 4 : 4 : 4 : 1 und = 4 : 6 : 2 : 1.

1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Kombinationen		P	F_1	Verhältniszahlen für F_1	F_2	Verhältniszahlen für F_2	P	F_1	Verhältniszahlen für F_1	F_2	Verhältniszahlen für F_2
1	A⁀B⁀C / A⁀B⁀C	4	16	16	2704	16	4	16	16	2704	16
2	A⁀B⁀C / A⁀B·C		16 + 16	32	2704 + 2704	32		24 + 24	48	4056 + 4056	48
3	A⁀B⁀C / A·B⁀C		16 + 16	32	2704 + 2704	32		8 + 8	16	1352 + 1352	16
4	A⁀B⁀C / A·B·C		4 + 4	8	676 + 676	8		4 + 4	8	676 + 676	8
5	A⁀B·C / A⁀B·C	4	16	16	2704	16	6	36	36	6084	36
6	A·B⁀C / A·B⁀C	4	16	16	2704	16	2	4	4	676	4
7	A⁀B·C / A·B⁀C		16 + 16	32	2704 + 2704	32		12 + 12	24	2028 + 2028	24
8	A⁀B·C / A·B·C		4 + 4	8	676 + 676	8		6 + 6	12	1014 + 1014	12
9	A·B⁀C / A·B·C		4 + 4	8	676 + 676	8		2 + 2	4	338 + 338	4
10	A·B·C / A·B·C	1	1	1	169	1	1	1	1	169	1

Nach dem früher Gesagten (vgl. S. 186) ist es wahrscheinlich, daß in der Hauptsache der letztere Weg begangen wird. Deshalb legen wir diesen Typus der folgenden Berechnung der Austauschwerte zugrunde und heben hervor, daß zwar die Austauschwerte anders würden, wenn die Conjugation nicht so verläuft, wie wir annehmen, daß aber am prinzipiellen Resultat nichts geändert würde.

Was die Koppelungsverhältnisse in F_1 anbelangt, so haben wir also

Tabelle VI.

Das Verhältnis der verschiedenen Gameten von Sol. pineti nach ihren Chomosomenzahlen in drei aufeinanderfolgenden Generationen bei Panmixie, ausgehend von dem Verhältnis 4:4:4:1.

	30	31		32	Verhältnis
	$A \frown B \frown C$	$A \frown B \cdot C$	$A \cdot B \frown C$	$A \cdot B \cdot C$	
P	4	4	4	1	4 : 4 : 4 : 1
F_1	52	52	52	13	4 : 4 : 4 : 1
F_2	8788	8788	8788	2197	4 : 4 : 4 : 1

in den Kombinationen 1—4 und 7 (Tab. V) keinen Austausch und scheinbar vollständige Koppelung. Die Kombinationen 5 und 8 haben Austauschmöglichkeit in C, 6 und 9 in A, und in Kombination 10 haben wir vollständig freien Austausch in A, B und C. Die Kombinationen 5, 6, 8, 9, 10 bilden also Austauschgameten, und die Häufigkeit derselben können wir aus der Häufigkeit der betreffenden Kombination genau berechnen. Lägen Tiere vor, die in all den drei Faktorengruppen heterozygotisch sind (also $\frac{A\ B\ C}{a\ b\ c}$), so wird in Kombination 5 $C\,c$ nach dem Zufall verteilt. In 50% erhalten wir $A \frown B \,.\, C$ bzw. $a \frown b \,.\, c$, die übrigen 50% sind $A \frown B \,.\, c$ und $a \frown b \,.\, C$ (falls nicht die elterlichen Kombinationen mit größerer Häufigkeit gebildet werden, was durchaus möglich, ja sogar wahrscheinlich ist. Doch spielt für uns diese Möglichkeit vorläufig keine prinzipielle Rolle, und wir können sie außer acht lassen). Dasselbe gilt nun für alle Kombinationen mit Austauschgameten. Nur bei Kombination 10 erhalten wir etwas besonderes (vgl. Textfig. V, S. 189). Nach den Mendelgesetzen haben wir hier in einem Viertel der Fälle keinen Austausch (das erste Schema in der Textfigur), ein Viertel hat Austausch in A (das zweite Schema), ein Viertel ferner hat Austausch in C (viertes Schema), das letzte Viertel endlich (drittes Schema) hat Austausch in B, oder wir könnten auch sagen, hier werden zwei Faktorengruppen, A und C, ausgetauscht (= doppelter Austausch).

Rechnen wir nun für diese F_1-Generation nach der Häufigkeit der Kombinationen die Häufigkeit der Gameten aus, in welcher

1. kein Austausch stattfindet, also $A^\frown B^\frown C$, $A^\frown B \,.\, C$, $A \,.\, B^\frown C$ usw. vorliegen,
2. C ausgetauscht wird, $A^\frown B \,.\, c$, $A \,.\, B \,.\, c$ usw. vorliegen,
3. A ausgetauscht wird, $a \,.\, B^\frown C$, $a \,.\, B \,.\, C$ usw. vorliegen,
4. B ausgetauscht wird, $A \,.\, b \,.\, C$ oder $a \,.\, B \,.\, c$ vorliegen,

so erhalten wir die Prozentzahlen der folgenden Tab. VII. Die Austauschwerte von A und C sind gleich groß. Das ist verständlich, denn die Ausgangsgameten, die einen Austausch in diesen beiden Chromosomen, bzw. Faktorengruppen ermöglichen, sind gleich häufig vorhanden, und $A \,.\, B \,.\, C$ liefert zu gleichen Teilen Austausch in A und C.

Machen wir für die F_2-Generation genau dieselbe Rechnung, so erhalten wir genau die gleichen Austauschwerte wie in F_1 (vgl. Tab. VII); auch das ist verständlich und nichts weiteres als eine Folge des Satzes vom konstanten Zahlenverhältnis der verschiedenen Genotypen in einer Population bei Panmixie. Und selbstverständlich auch würden wir in allen weiteren Generationen dieselben Prozentzahlen für Austauschgameten und Nichtaustauschgameten erhalten. —

Tabelle VII.

Das prozentuale Verhältnis der Nichtaustausch- und der Austauschgameten in den Faktorengruppen A, B, C von Sol. pineti in zwei aufeinanderfolgenden Generationen bei Panmixie, ausgehend von einer P-Generation mit dem Gametenverhältnis 4:4:4:1.

	Nichtaustausch-Gameten	Austausch in C	Austausch in A	Austausch in B
F_1	85,35	7,25	7,25	0,15
F_2	85,35	7,25	7,25	0,15

Wir gingen von der willkürlichen Annahme aus, daß die Koppelungsverhältnisse $A^\frown B \,.\, C$ und $A \,.\, B^\frown C$ gleich häufig sind. Es wäre nun möglich, daß eine Verschiedenheit besteht, daß sie sich z. B. verhalten wie 6 : 2 und uns das Gametenverhältnis

$$\begin{array}{ccccccc} A^\frown B^\frown C & : & A^\frown B \cdot C & : & A \cdot B^\frown C & : & A \cdot B \cdot C \\ 4 & : & 6 & : & 2 & : & 1 \end{array}$$

vorliegt. Die Tab. V enthält auch für diesen Fall berechnet die Zahlenverhältnisse der Kombinationen in F_1 und F_2 (Kolonne 8—11). In den Verhältniszahlen von F_1 und F_2 (Kolonne 9 und 11), die übereinstimmen,

sehen wir wieder den Satz vom konstanten Zahlenverhältnis bei Panmixie bestätigt. Ebenso bleibt selbstverständlich das Verhältnis der verschiedenen Gametensorten in allen aufeinander folgenden Generationen unverändert, was die Tab. VIII für F_1 und F_2 zeigt.

Rechnen wir wieder auf die gleiche Art, wie vorhin, die Prozentzahlen der Austausch- und Nichtaustauschgameten aus, so erhalten wir die Werte der Tab. IX. Wieder sehen wir in F_1 und F_2 gleiche Zahlen. —

Tabelle VIII.

Das Verhältnis der verschiedenen Gameten von Sol. pineti nach ihren Chromosomenzahlen in drei aufeinander folgenden Generationen bei Panmixie, ausgehend von dem Verhältnis 4:6:2:1.

	30	31		32	Verhältnis
	$A\frown B\frown C$	$A\frown B\cdot C$	$A\cdot B\frown C$	$A\cdot B\cdot C$	
P	4	6	2	1	4:6:2:1
F_1	52	78	26	13	4:6:2:1
F_2	8788	13182	4394	2187	4:6:2:1

Da wir immerhin mit der Möglichkeit zu rechnen haben, daß bei der Rasse mit 31 Chromosomen entweder nur das Koppelungsverhältnis $A\frown B\,.\,C$ oder nur das Koppelungsverhältnis $A\,.\,B\frown C$ vorliegen könnte, wollen wir auch für diese beiden Fälle die Kombinationsmöglichkeiten und die Austauschwerte ausrechnen.

Tabelle IX.

Das prozentuale Verhältnis der Nichtaustausch- und der Austauschgameten in den Faktorengruppen A B C von Sol. pineti in zwei aufeinander folgenden Generationen bei Panmixie, ausgehend von einer P.-Generation mit dem Gametenverhältnis 4:6:2:1.

	Nichtaustausch-Gameten	Austausch in C	Austausch in A	Austausch in B
F_1	83,0	14,35	2,51	0,15
F_2	82,99	14,35	2,51	0,15

Im ersten Fall bleibt bei Panmixie das Gametenverhältnis konstant, wie folgt:

$$A\frown B\frown C : A\frown B\cdot C : A\cdot B\cdot C$$
$$4 \quad : \quad 8 \quad : \quad 1$$

Die Kombinationsmöglichkeiten in F_1 und F_2 zeigt mit der Häufigkeit ihres Auftretens die folgende Tab. X. Austauschmöglichkeit besteht

nur in der 4.—6. Kombination, und zwar haben wir in der 4. und 5. Austausch in C und in der 6. vollständig freies Aufspalten. Berechnen wir, wie früher, das prozentuale Verhältnis der Nichtaustausch- und der Austauschgameten, so erhalten wir die Werte der Tab. XI.

Oder liegt in der Rasse mit 31 Chromosomen die Koppelung $A \cdot B^\frown C$ vor und haben wir sonst dasselbe Gametenverhältnis, so bleiben natürlich auch die Austauschwerte in der Population gleich, nur betreffen sie andre Chromosomen bzw. Faktorengruppen, was die folgende Tab. XII zeigt.

Tabelle X.

Die Zahl der Kombinationen von Sol. pineti bei Panmixie in zwei aufeinander folgenden Generationen, ausgehend von dem Gametenverhältnis $A^\frown B^\frown C : A^\frown B \cdot C : A \cdot B \cdot C = 4 : 8 : 1$.

Kombinationen	1 $\frac{A^\frown B^\frown C}{A^\frown B^\frown C}$	2 $\frac{A^\frown B^\frown C}{A^\frown B \cdot C}$	3 $\frac{A^\frown B^\frown C}{A \cdot B \cdot C}$	4 $\frac{A^\frown B \cdot C}{A^\frown B \cdot C}$	5 $\frac{A^\frown B \cdot C}{A \cdot B \cdot C}$	6 $\frac{A \cdot B \cdot C}{A \cdot B \cdot C}$
F_1	16	32 + 32	4 + 4	64	8 + 8	1
F_2	2704	5408 + 5408	676 + 676	10816	1352 + 1352	169

Tabelle XI.

Das prozentuale Verhältnis der Nichtaustausch- und der Austauschgameten, ausgehend vom Gametenverhältnis $A^\frown B^\frown C : A^\frown B \cdot C : A \cdot B \cdot C = 4 : 8 : 1$.

	Nichtaustausch-Gameten	Austausch in C	Austausch in A	Austausch in B
F_1	75,9	23,8	0,1	0,1
F_2	75,9	23,8	0,1	0,1

Tabelle XII.

Das prozentuale Verhältnis der Nichtaustausch- und der Austauschgameten, ausgehend vom Gametenverhältnis $A^\frown B^\frown C : A \cdot B^\frown C : A \cdot B \cdot C = 4 : 8 : 1$.

Nichtaustausch-Gameten	Austausch in C	Austausch in A	Austausch in B
75,9	0,1	23,8	0,1
75,9	0,1	23,8	0,1

Die gleichen Austauschwerte würden für die Population zweifellos so lange fortbestehen, bis durch irgendeinen Eingriff oder dergleichen (Selektion, Zufuhr neuen Blutes, selektive Sterblichkeit usw.) das vorliegende Verhältnis der Genotypen der Population verändert würde. Und zwar gelten all diese Überlegungen natürlich gleich, ob wir es nun mit einer Population zu tun haben, die wir unter künstlichen Bedingungen erhalten, oder ob wir, wie in unserm Fall, eine natürliche Population im Auge haben. Wir deuteten schon an, daß *S. pineti* zweifellos als eine Art anzusehen ist, die in Umwandlung begriffen ist. Die Population muß sich also verschieben. Sie wird es aber so langsam tun, daß wir sie praktisch als konstant bezeichnen können und unsre Ausführungen auf folgende Formel bringen dürfen:

Die Austauschwerte in den Chromosomen-(Faktoren)gruppen *A B C* von *S. pineti* sind bei Panmixie konstant und für jede Faktorengruppe typisch und hängen ab von dem Zahlenverhältnis der verschiedenen Genotypen der Population.

Bei unsern Ausführungen haben wir die Ausnahmschromosomenzahlen, die wir während der Eireifung feststellen mußten, nicht berücksichtigt. Vorausgesetzt, daß dieselben immer in ungefähr gleicher Häufigkeit auftreten und so zu bewerten sind, wie wir später ausführen, so dürfen wir sie übersehen, denn sie hätten die Rechnung nur komplizierter gestaltet, ohne am prinzipiellen Resultat, dessen Bedeutung wir später besprechen werden, etwas zu ändern.

Ebenso haben wir die Ausnahmschromosomenzahlen in embryonalen Zellen nicht berücksichtigt. Es ist möglich, daß sie eine Quelle sind, aus der die langsame Verschiebung der Population kommt. Wir kommen auf sie zurück.

6) Dominanzerscheinungen. Änderung der Koppelungsverhältnisse nur im weiblichen Geschlecht.

Es wäre wertvoll gewesen, wenn wir die Gesetzmäßigkeiten, die während der Conjugation bestehen, hätten klarlegen können. Welche der beiden Garnituren eines Bastards stellt sich auf die andre um? Wir wissen nur, daß in einer gegebenen Kreuzung fast immer dieselbe Garnitur sich umstellt (es handelt sich natürlich nur um ein Umstellen in den Chromosomen *A B C*!) und zwar für die Zeit, in welcher die Paarlinge einander gegenüberliegen und noch eine kurze Spanne darüber hinaus, bis ungefähr zum Moment der Befruchtung, um dann wieder die genetische Ausprägung zurückzuerlangen.

Wir haben zweifellos das Recht, diese Beobachtungstatsachen als Dominanzerscheinungen zu deuten, wobei uns besonders interessiert, daß das dominante Merkmal das rezessive umbildet zu seiner eignen Ausprägung und diese Wirkung noch etwas länger anhält, als das Zusammensein der beiden ungleichen Paarlinge.

Die Unterschiede zwischen den Chromosomenbastarden von *pineti* und dem Chromosomenbastard 28 × 29 von *fuliginosa*, auf die wir schon hingewiesen haben, sind sehr lehrreich. Bei *fuliginosa* erkennen wir die Bastardnatur auch während der Conjugationsperiode, denn die beiden Garnituren behalten ihre genetischen Unterschiede bei. Dem 28. Chromosom der einen Rasse entspricht das 28. und 29. der andern. Bei der Conjugation paaren sich die beiden Chromosomen Nr. 28, und als deutlich getrenntes Element schließt sich das 29. Chromosom der Bastardtetrade an; die Reduktionsteilung bringt ein glattes Aufspalten in 28 : 29. Wir können den *fuliginosa*-Bastard als intermediär bezeichnen und haben damit in *pineti* und *fuliginosa* vielleicht eine zytologische Parallele zu der dominanten und intermediären Vererbung der experimentellen Richtung.

Gleichwie in der experimentellen Vererbungslehre Fälle mit reiner Dominanz eine ganz große Ausnahme bedeuten, so müssen wir hier bei diesen ersten zytologischen Dominanzbeobachtungen feststellen, daß vielleicht die Fälle mit den Ausnahmschromosomenzahlen in der Eireifung von *pineti* (! in Tab. I) als Dominanzwechsel angesehen werden können; wobei uns besonders wichtig ist, daß wir diesen nur im weiblichen Geschlecht finden. Mit dem Dominanzwechsel geht nämlich Hand in Hand eine Änderung in den Koppelungsverhältnissen und damit in den Austauschwerten. In der Reduktionsteilung von Gelege 28 (Tab. I, S. 175—176, Ei 37—45) ist z. B. $A\ B\ C$ normalerweise gekoppelt; unter neun Eiern ist aber in einem (Ei 39) A (oder C) frei und mendelt. Hätten wir es mit Vererbungsexperimenten zu tun, so würde demnach für diese Kreuzung ein Faktorenaustausch von $A\ a$ (oder $C\ c$) in einer Höhe von 5,5% typisch sein. Denselben Austauschwert ergäbe Gelege 17 und zwar auch hier nur im weiblichen Geschlecht. In Gelege 85 haben wir den umgekehrten Fall. Normalerweise werden die Gameten $A\,.\,B\frown C$ oder $A\frown B\,.\,C$ gebildet. Ausnahmsweise aber (Ei 46 und 56) haben wir vollständige Koppelung, also $A\frown B\frown C$. — Ob diese Dominanzänderung einer bleibenden Abänderung der einen Garnitur gleichkommt oder sie zur Folge hat, können wir nicht sagen. Wir hätten keinen Grund für eine solche Annahme.

Für diese Ausnahmschromosomenzahlen bestehen allerdings noch zwei andre Deutungsmöglichkeiten. Wir konnten in all diesen Fällen

nur eine Chromosomenplatte auszählen und haben es vielleicht hier mit einem vorzeitigen Wiederherstellen der genetischen Ausbildung der rezessiven Garnitur eines Bastardes zu tun. Doch halten wir diese Deutungsmöglichkeit für sehr unwahrscheinlich. Oder aber, es liegen uns in diesen Gelegen mit den Ausnahmechromosomenzahlen überhaupt keine Chromosomenbastarde vor, sondern reine Rassen, und die Abänderung der Chromosomenzahl und damit der Koppelungsverhältnisse zwischen *A B C* hat mit einer Dominanzänderung nichts zu tun. Auch diese Deutung halten wir nicht für wahrscheinlich.

Wie dem auch sei, für uns bleibt die Hauptsache, daß in diesen Ausnahmefällen die Copulationsverhältnisse nur im weiblichen Geschlecht abgeändert werden. Denn analoge Ausnahmen im männlichen Geschlecht finden wir nicht (vgl. Tab. II). Gern hätten wir uns Vorstellungen erworben über die Häufigkeit, mit der diese Ausnahmechromosomenzahlen, die uns im höchsten Maße interessieren, auftreten; doch können wir leider keine weiteren Angaben machen als die, die aus der Tab. I ersichtlich sind. Es wäre nicht ratsam gewesen, die Frage weiterzutreiben mit dem Material, das uns vorlag.

Die Ergebnisse dieses Kapitels können kurz so zusammengefaßt werden:

1. In den Chromosomenbastarden stellt sich bei der Conjugation eine Garnitur auf die andere um (d. h. die Koppelungsverhältnisse in den Chromosomen *A B C* bei *S. pineti*) oder es behalten beide Garnituren ihre genetische Ausbildung bei (*fuliginosa*).

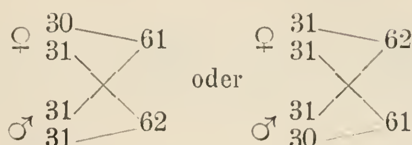
2. In Analogie zu der dominanten und intermediären Vererbung können wir die Chromosomenbastarde von *pineti* als dominant bezeichnen, den *fuliginosa*-Bastard als intermediär.

3. Wahrscheinlich kommt bei *pineti* Dominanzwechsel vor, und zwar nur im weiblichen Geschlecht. Jedenfalls treten Ausnahmechromosomenzahlen auf, was eine Änderung in den Koppelungsverhältnissen und in den Austauschwerten beim Weibchen allein zur Folge hat.

7) Änderung der Koppelungsverhältnisse in diploiden Kernen embryonaler Zellen.

Die Chromosomenzählungen in den Kernen junger *pineti*-Embryonen ergeben, wie die Tab. III, S. 179 u. 180 zeigte, ausnahmsweise für einen Embryo zwei verschiedene Chromosomenzahlen. Alle zweifellosen Aus-

nahmen (! in der Tabelle) gehören dem Gelege Nr. 37 an, das die beiden Chromosomenzahlen 61 und 62 besitzt und auf folgende Weise entstanden sein muß:



Ist in dem heterozygoten Elter die Garnitur mit 31 Chromosomen die rezessive, und würden die Ausnahmezahlen nur darauf zurückzuführen sein, daß hier die rezessive Garnitur ihre genetische Ausbildung noch nicht in allen Zellen zurückerlangt hat, so dürften wir in einem Embryo nur die Zahlen 61 und 62 antreffen. Fast alle Ausnahmen haben aber daneben die Zahl 60. Wir schließen deshalb, daß die Abänderung der Chromosomenzahl eine andre Ursache hat. — Zweifellos wird die Abänderung die Koppelungsverhältnisse in dem Chromosomenkomplex *A B C* betreffen, und das wird für die Vererbung dann von Bedeutung, wenn die Abänderung dauernd ist und eine Zelle mit dem Ausnahmschromosomenbestand zur Urgeschlechtszelle wird. So kann ein Männchen $\frac{A\frown B \cdot C}{a\frown b \cdot c}$ z. B. lauter Keimzellen $A\frown B\frown C$ und $a\frown b\frown c$ liefern, oder lauter Keimzellen $A\frown B\frown c$ und $a\frown b\frown C$.

Wir sahen im letzten Kapitel, daß Änderungen in den Koppelungsverhältnissen in den reifen Keimzellen des Weibchens beobachtet werden können. Dazu kommt nun also noch, daß solche auch in embryonalen Zellen vorkommen, soviel wie sicher in diesem Fall aber in beiden Geschlechtern.

V. Vergleich der zytologischen Befunde und Postulate über Koppelung und Faktorenaustausch mit den experimentellen Ergebnissen über Crossing over an Drosophila.

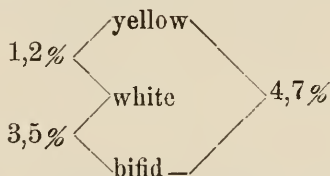
Wir besitzen bis heute nur noch an einem Objekt ausgedehnte experimentelle Erfahrungen über Faktorenkoppelung und Austausch (Crossing over), und zwar durch die hochbedeutenden Untersuchungen an *Drosophila* von Morgan und seinem Stabe von Mitarbeitern. Leider besteht keine Hoffnung, an *Sol. pineti* jemals solche Experimente ausführen zu können. Die Zahl der Chromosomen ist zu groß, vor allen Dingen die Entwicklungsdauer zu lang, das Weibchen ist sehr rückgebildet und hat wenig hervorstechende äußere Merkmale, die Aufzucht ist nicht leicht usw. Es dürfte

deshalb interessieren und wünschenswert sein, die experimentellen Befunde an *Drosophila* und die zytologischen an *Sol. pineti* einander gegenüberzustellen. Es werden sich dabei wichtige Parallelen und Beziehungen ergeben, auf die wir aufmerksam machen möchten, und mancherlei neue Gesichtspunkte eröffnen sich; ganz abgesehen davon, daß wir glauben, daß die *pineti*-Befunde zum mindesten klar den Weg weisen, auf welchem zytologisch die Lösung für das Rätsel des Rekombinationsphänomens zu finden sein wird.

Es wird zweckmäßig sein, erst kurz die Morgansche Lehre vom Crossing-over zu skizzieren, im engsten Anschluß an Morgans eigne letzte zusammenhängende Darstellung (Morgan, 1919, The Physical Basis of Heredity, erscheint von Nachtsheim übersetzt bei Bornträger, Berlin).

Alle bis jetzt auf ihre Vererbung studierten Merkmale (gegen 300) von *Drosophila* fallen in vier Gruppen, entsprechend den vier Paaren von Chromosomen. Beim Männchen besteht zwischen den einzelnen Faktoren jeder Gruppe eine absolute Koppelung, beim Weibchen dagegen findet Austausch statt. Haben wir z. B. den Bastard $B\,V \times b\,v$, so bildet das Männchen nur $B\,V$ und $b\,v$-Gameten, das Weibchen außerdem noch $B\,v$ und $b\,V$, und zwar ergibt diese Kreuzung immer 17% solcher Austauschgameten. Ebenso können alle andern Faktoren ausgetauscht werden, und zwar geschieht das immer in einem typischen Prozentsatz. Morgan schloß nun: zwischen zwei Punkten im Chromosom findet um so häufiger Austausch statt, je weiter die Punkte auseinander liegen. Die Austauschwerte würden demnach den relativen Abstand der Faktoren im Chromosom angeben.

Es zeigt sich weiter, daß zwischen den Austauschwerten dreier Faktoren eines Chromosoms ganz bestimmte Beziehungen bestehen. Ist der Austausch zwischen $a\,b = 5\%$ und zwischen $b\,c = 10\%$, so ist der Austausch zwischen $a\,c = 5 + 10$ oder $10 - 5$, was durch ein wirkliches Beispiel belegt sein möge:



Diese Beziehungen werden sofort klar, wenn wir annehmen, daß die Faktoren im Chromosom linear angeordnet sind.

Auf Grund dieser Daten und Vorstellungen arbeitete die Morganschule sogenannte Faktorenkarten aus, die die Faktoren eines Chromosoms mit

den relativen Abständen und in der natürlichen Anordnung zeigen sollen. Das ist das verblüffende Resultat, zu dem die amerikanischen Biologen gelangt sind.

Die Austauschgameten selbst können wir uns zytologisch nur dadurch entstanden denken, daß wir annehmen, daß zwischen homologen Chromosomen Stücke ausgetauscht werden. Ob ein solcher Austausch aber tatsächlich stattfindet, und wie der Austauschmechanismus arbeitet, darüber konnte die Schule MORGAN bis heute noch nichts ausmachen. »On the whole, then, while the genetic evidence is favorable in all essentials to the theory of interchange between homologous chromosomes, it must be confessed that the cytological evidence is so far behind the genetic evidence that it is not yet possible to make a direct appeal to the specific mechanism of crossing over on the basis of our cytological knowledge of the maturation stages« (MORGAN, 1919, S. 114).

MORGAN stellt sich vor, daß auf einem Stadium zwischen Synapsis und Reifeteilung, sagen wir im Diplotän, zwei fadenförmig ausgezogene homologe Chromosomen sich spiralig umwinden, sich an einer oder mehreren Stellen überkreuzen, an den Kreuzungsstellen verkleben und beim Auseinanderweichen nicht zusammengehörige Stücke in einem Chromosom vereinigt bleiben (gleich Crossing-over-Hypothese). MORGAN klammert sich dabei namentlich an Beobachtungen von JANSSENS an *Batrachoceps* (1909). Hören wir, zu welchem Schlusse einer der kompetentesten modernen Zytologen bei der Bewertung dieser und ähnlicher Beobachtungen kommt: »No observer, so far as I know, has yet seen a process of true crossing over (recombination) by means of torsion, chiasma-formation, fusion, and secondary splitting apart« (WILSON, 1920, S. 208). Weiter schreibt WILSON (S. 211): »The truth is that for the time being genetic development of the chromosometheory has far outrun the cytological. We are in no position to predict when the plodding prog ess of cytology may be able to close the gap: nevertheless we have every reason to hope that the physical mechanism of the recombination-phenomena may in the end prove to be accessible to decisive cytological demonstration.«

Wir glauben nun bei *pineti* einen Austauschmechanismus aufgedeckt zu haben. Allerdings sehen wir ihn hier nur an einem Chromosom oder einer Chromosomengruppe *A B C* in Tätigkeit, glauben aber, daß er im Prinzip wenigstens an andern Chromosomen und selbst bei andern Objekten auf gleiche Weise seine Rolle durchführt. In den Einzelheiten aber werden wir zweifellos bei den verschiedenen Objekten die mannigfaltigsten Varianten zu erwarten haben, entsprechend der

Mannigfaltigkeit in Bau und Form und Zahl der Chromosomen, entsprechend auch der Mannigfaltigkeit in den Umweltsbedingungen der Chromosomen, ihres verschiedenen Verhaltens während der Reifungsperiode usw. usw.

Was die Befunde an *Sol. pineti* im wesentlichen lehren, ist, daß innerhalb derselben Chromosomen- (Faktoren-) Gruppe vollständige Koppelung bestehen kann, oder aber es besteht Koppelung nur zwischen einzelnen Gliedern der Gruppe, oder endlich, jedes einzelne Glied verhält sich als vollkommen selbständiges Chromosom. In unserm Fall sahen wir, daß diese verschiedenen Koppelungsverhältnisse erblich sind, wohl mendelistisch übertragen werden und daß der Austausch zwischen den einzelnen Gliedern der Gruppe für die ganze Population konstant und für jedes Glied typisch ist.

Besonders wichtig ist das Verhalten der einzelnen Glieder unsrer Chromosomengruppe dann, wenn bei der Konjugation zwei verschiedene Garnituren einander gegenüberstehen. Dann sehen wir die eine der beiden Garnituren, zweifellos unter dem Einfluß der andern, sich abändern; wenigstens für die Dauer der Zeit, in welcher die Paarlinge einander gegenüberliegen oder genauer, noch etwas darüber hinaus, sicher ungefähr bis zum Moment der Copulation der Vorkerne; denn unmittelbar nach Beginn der Furchung finden wir die genetischen Koppelungsverhältnisse wieder vor. Bei diesem Umstellen der einen Garnitur auf die Ausbildung der andern entsteht entweder eine neue Koppelung, die dann wieder rückgängig gemacht wird, oder umgekehrt, es splittert ein Chromosom in Stücke auf und diese Teilstücke vereinigen sich dann wieder zum einheitlichen Chromosom. Zwischen Aufsplitterung und Rekombination liegt die Reduktionsteilung, und, da die Teilstücke als selbständige Chromosomen in die Reifungsspindel eintreten, so ist bei Heterozygotie die Möglichkeit zum Austausch gegeben. Vollzieht sich der, so kann nachher eine Rekombination von Chromosomenteilen erfolgen, die nicht vom selben Elter stammen.

Liegt z. B. der Bastard

$$A^\frown B \cdot C \times a^\frown b^\frown c$$

vor, so kann die Conjugation auf folgende zwei Arten verlaufen:

$$1)\ \frac{A^\frown B^\frown C}{a^\frown b^\frown c} \qquad 2)\ \frac{A^\frown B \cdot C}{a^\frown b \cdot c}$$

Welche Möglichkeit verwirklicht ist, wissen wir nicht. Es können beide verwirklicht sein, je nach der Richtung der Kreuzung vielleicht die eine

oder die andre. Jedenfalls aber beweisen die Ausnahmechromosomenzahlen der Eireifung innerhalb eines Geleges, daß beide Fälle tatsächlich vorkommen. Im ersten Fall dominiert die vollständige Koppelung, und es vereinigt sich zweifellos im Moment der Conjugation das Segment C mit dem Element $A\frown B$, das vom selben Elter stammt. Die vollständige Koppelung bleibt während der Reduktionsteilung erhalten; bald nach der Trennung der ungleichen Paarlinge springt das Segment C wieder ab und wird selbständiges Chromosom, was es vorher war.

Im zweiten Fall dominiert $A\frown B \,.\, C$. Unter diesem Einfluß splittert das homologe Element $a\frown b\frown c$ in die entsprechenden Teile auf, also in $a\frown b$ und c. Nun stehen sich in der Reduktionsteilung zwei selbständige Chromosomenpaare $\frac{A\frown B}{a\frown b}$ und $\frac{C}{c}$ gegenüber, die nach dem Zufall verteilt werden. Wir erhalten demnach die Gameten

$$A\frown B \cdot C,\quad a\frown b \cdot c,\quad A\frown B \cdot c \text{ und } a\frown b \cdot C$$

Da die Koppelungsverhältnisse erblich sind, wie wir sahen, so wird $A\frown B \,.\, C$ unverändert bleiben, und die beiden Elemente $b\frown a$ und c werden sich wieder vereinigen zum alten Chromosom $a\frown b\frown c$. Was mit den beiden Sorten von Austauschgameten $A\frown B \,.\, c$ und $a\frown b \,.\, C$ geschieht, wissen wir nicht; die erste mag unverändert bleiben; in der zweiten wird $a\frown b$ mit C sich vereinigen zum neuen Chromosom $a\frown b\frown C$. Wollte jemand an dieser Vermutung zweifeln, so müßte er sich zur Annahme bequemen, daß die Koppelungsverhältnisse innerhalb unsrer Population sich relativ rasch verschieben, was soviel wie ausgeschlossen ist. — Übrigens hoffen wir — wenn es möglich bleibt, in Deutschland wissenschaftlich zu arbeiten — in den nächsten Jahren über eine direkte zytologische Entscheidung Positives berichten zu können.

Damit glauben wir den Schleier vor dem Rekombinationsrätsel gelüftet zu haben, dank des zweifellos günstigen Objektes, das wir in *S. pineti* fanden. Denn hier vollzieht sich der Austausch in der Chromosomen-Faktorengruppe $A\ B\ C$ gleichsam vor unsern Augen, vor allen Dingen deshalb, weil die aufgesplitterten Teilstücke von Chromosomen als selbständige Elemente in die Reifungsspindel eintreten. Das dürfte für andre Chromosomen und für andre Objekte selten zu erwarten sein. Möglicherweise findet dann, wenn ein Aufsplittern von Chromosomen erfolgte die Rekombination meist schon vor der Reifeteilung statt, und damit ist dem Zytologen die Möglichkeit, in die Vorgänge, die sich abspielen, hineinzusehen, soviel wie genommen.

Doch wir greifen den Tatsachen vor. Es fehlen bis heute noch eingehende zytologische Untersuchungen über die Frage des Austausches zwischen homologen Chromosomen; unbegreiflicherweise, möchte man sagen, wenn man an die Überfülle von experimentellen Arbeiten denkt. Trotz der zweifellosen Schwierigkeiten, die eine Untersuchung bieten würde, ist es sonderbar genug, daß vor allem die Eireifung von *Drosophila* heute noch unbekannt ist. — Winge (1919) versuchte, an *Lathyrus* der Frage zytologisch nachzugehen. Er schreibt: »I have observed nothing in my material which lead to the interpretation that chiasmatypie, in the sense of Janssens, is met with in *Lathyrus*.«

Die Chromosomen von *Sol. pineti* sind nun denkbar verschieden von denjenigen von *Drosophila*. *Solenobia* hat kurz stäbchenförmige, zum Teil kugelige Chromosomen, *Drosophila* dagegen langgestreckte, bandförmige. Deshalb ist von vornherein zu erwarten, daß die Austauschverhältnisse in beiden Formen ebenso verschieden sind. Das ist auch der Fall. Bei *Solenobia* sind im Chromosom *A B C* nur zwei Stellen — so scheint es wenigstens —, an denen das ganze Gefüge leicht in Brüche geht, durch Zug, oder Druck, oder chemische Einwirkungen, oder was es auch für Kräfte sein mögen, leicht zerreißt und in zwei oder drei Segmente aufspringt.

In den bandförmigen Chromosomen von *Drosophila* dagegen kann, nach den experimentellen Daten, an vielen Stellen das Chromosom entzweibrechen. Anders übrigens bei dem kleinen kugeligen Autosom von *Drosophila* (Chromosom IV nach der Bezeichnung von Morgan). Nach den Crossing-over-Arbeiten, die uns erreichbar waren[1]), ist eine Rekombination zwischen den beiden bekannten Faktoren dieses Chromosoms, zwischen bent und eyeless nicht gelungen; also findet im Chromosom IV wohl kein Austausch statt, entsprechend dem Verhalten der meisten *Sol. pineti*-Chromosomen, die ja auch in der Form dem Chromosom IV gleichen. Doch müssen wir nochmals betonen, daß in den gewöhnlichen Chromosomen von *pineti*, ebenso wie anderwärts, Austausch und Rekombination ohne sichtbare Spuren auf Stadien erfolgen könnten, die keinen Einblick gestatten.

Erfreulicherweise besteht schon eine experimentelle Parallele zu den *S. pineti*-Befunden in einer der bemerkenswertesten Arbeiten der *Drosophila*-Literatur (Inherited Linkage Variations in the second chromosome von Sturtevant), auf die wir hier eingehen müssen.

[1]) Den Großteil der *Drosophila*-Literatur, der mir erreichbar war, verdanke ich der Liebenswürdigkeit von Dr. H. Nachtsheim.

Sturtevant erhielt von Nova Scotia ein *Drosophila*-Weibchen, das gekreuzt mit der gewöhnlichen *Drosophila* in F_1 sonderbarerweise im zweiten Chromosom keinen Austausch, kein Crossing over ergab. Ebensowenig wiesen alle weiteren Generationen mit dem Nova Scotia-Chromosom Crossing over auf. Im Prinzip genau dasselbe Ergebnis erhalten wir aus unsrer Kreuzung:

$$A \frown B \frown C + A \cdot B \cdot C$$

wenn $A \frown B \frown C$, also Koppelung dominiert. Das Chromosom $A \frown B \frown C$ vergleichen wir mit dem Nova Scotia-Chromosom; $A \,.\, B \,.\, C$ entspräche dem gewöhnlichen *Drosophila*-Chromosom, wobei wir natürlich nur denken, daß das Gefüge des Nova Scotia-Chromosoms ein solides ist, das der gewöhnlichen Rasse dagegen leicht an der einen oder andern Stelle durchbrechen kann.

Durch ausnahmsweises Crossing-over erhielt nun Sturtevant ein Chromosom II, dessen rechte Hälfte von der Nova Scotia-Rasse stammte, die linke von der üblichen *Drosophila*-Rasse, und dementsprechend war in der F_1-Generation und in allen weiteren Generationen mit diesem Chromosom der Austausch in der linken Hälfte der übliche, in der Nova Scotia-Hälfte dagegen stark reduziert oder fehlend, was wir durch folgende Zahlen belegen wollen, die Crossing-over-Prozente darstellen für verschiedene Faktoren dieses Bastardchromosoms von links nach rechts geordnet:

42,4 . 46,5 . 47,3 . 6,2 . 8,9 . 0,6 . 1,6 . 3,4 . 0,0 . 0,0.

Wieder können wir direkt vergleichen mit unsern *pineti*-Befunden, denn das analoge Resultat liefert uns der folgende Bastard

$$\frac{A \cdot B \frown C}{A \cdot B \cdot C}$$

nur daß wir hier, wenigstens theoretisch genommen, links einen vollständig freien Austausch haben, also 50% Crossing over erhalten. Dem kommen übrigens die Zahlen von Sturtevant sehr nahe, und er hebt auch selbst hervor, daß seine Crossing-over-Prozente in der linken Hälfte des Chromosoms praktisch freien Austausch bedeuten, und die Vermutung liegt auf der Hand, daß das linke Segment als selbständiges Chromosom in die Reifungsspindel eintritt.

Auch den umgekehrten Fall erhielt Sturtevant, also linke Hälfte des Chromosoms II von der Nova Scotia-, rechte von der üblichen Rasse, und dementsprechend waren auch die Crossing-over-Prozente. Bei *pineti* heißt das analoge »Bastardchromosom« $A \frown B \,.\, C$.

Überlegen wir, was wir erhalten, wenn wir folgende Kreuzung ausführen:

$$\frac{A \cdot \widehat{B\,C}}{\widehat{A\,B} \cdot C}$$

Wir betonten früher, daß sie keinen Austausch ergeben kann, wenn Koppelung über Nichtkoppelung dominiert. Dasselbe Resultat müßte die analoge *Drosophila*-Kreuzung (also links üblich, rechts Nova Scotia × links Nova Scotia, rechts üblich) ergeben, was sie auch tatsächlich tut. Sturtevant erhielt kein Crossing over oder nur ganz kleine Prozentzahlen.

So sehen wir eine auffällige Übereinstimmung zwischen unsern zytologischen Studien über erbliche Koppelungsverhältnisse und den experimentellen von Sturtevant. Eine Disharmonie besteht vielleicht nur in der Angabe Sturtevants, daß Nova Scotia homozygotisch in den rechten Hälften der homologen Chromosomen II den üblichen Austausch ergibt. Wir hätten keinen Austausch erwartet. Es wäre wünschenswert, wenn Sturtevant auf den Punkt nochmals eingehen könnte, denn seine Angaben darüber sind lückenhaft.

Immerhin besteht nun ein auffälliger und — wie es wenigstens auf den ersten Blick scheinen will — tiefgreifender Unterschied zwischen *pineti* und *Drosophila.* Bei *Drosophila* findet nur im weiblichen Geschlecht Austausch statt, bei *pineti* dagegen besteht, abgesehen von den Ausnahmechromosomenzahlen der Eireifung, keine Verschiedenheit zwischen den Geschlechtern. Und dennoch können wir diesem Unterschied keine prinzipielle Bedeutung beimessen, denn wir haben ein Parallelbeispiel zu den *pineti*-Befunden in den Chromosomenverhältnissen eines andern Schmetterlings, *Lymantria monacha*, wo derselbe Austauschmechanismus, wie bei *pineti*, am Werke ist; doch mit dem Unterschied, daß bei *L. monacha* im männlichen Geschlecht — wie es scheint ohne Ausnahme — vollständige Koppelung besteht (vgl. die gleichzeitige Veröffentlichung von Haniel-Seiler; der *monacha*-Fall ist schon zitiert bei Goldschmidt, 1920; vgl. auch S. 184 dieser Arbeit). Legen wir übrigens das Hauptgewicht auf die Ausnahmechromosomenzahlen, die nur in der Eireifung von *pineti* vorkommen, und die einen Austausch nur im weiblichen Geschlecht zur Folge haben, so liegt es auch für *pineti* offen zu Tage, daß unsere zytologischen Befunde in engstem Zusammenhang stehen müssen mit den experimentellen Ergebnissen über *Crossing over*, und wir gehen sicher nicht fehl, wenn wir annehmen, daß die zytologischen Vorgänge, die den ganzen Austauscherscheinungen zugrunde liegen, in beiden Fällen in den Hauptzügen dieselben sind. Wie wäre sonst namentlich die Übereinstimmung

zu erklären, die zwischen den Ergebnissen an *Solenobia* und denjenigen von Sturtevant an *Drosophila* in allen prinzipiellen Punkten besteht? Beide Arbeiten zeigen dasselbe, nämlich das Vorkommen von Rassen mit erheblicher Verschiedenheit in den Koppelungsverhältnissen. —

Damit ist vorläufig eine Quelle klargelegt, auf zytologischem und experimentellem Wege, auf welche die sehr häufig beobachtete Variabilität in der Faktorenkoppelung zurückgeführt werden kann. Variabilität in Koppelung beobachtete Baur (1912) an *Antirrhinum*, Punett (1913) bei der Erbse, Tanaka (1913) bei *Bombyx* und vor allen Dingen verschiedene Forscher (Sturtevant, Müller usw.) an *Drosophila* in allen Chromosomen, namentlich aber im zweiten und dritten Chromosom. Es ist ganz klar, daß unsre erste Aufgabe nun die ist, die Ursachen dieser Variabilität zu analysieren. Erst dann haben wir Aussicht, hinter die tiefere Bedeutung der Crossing-over-Zahlen zu kommen. Nachdem wir wissen, daß erhebliche Verschiedenheiten in Koppelung innerhalb einer Art vorliegen können, müßten wir jedenfalls jeder Spekulation über den möglichen Zusammenhang der Höhe der Austauschwerte von Faktoren und der Lage dieser Faktoren im Chromosom mit Mißtrauen begegnen, wenn sie nicht ihren Ausgang nimmt von Ergebnissen, die an genetisch zweifellos einheitlichem Material gewonnen wurden.

Unsicherheiten scheinen für *Drosophila* vielfach zu bestehen, namentlich für das dritte Chromosom (vgl. z. B. Muller, 1916, S. 213—215). Bedenken wir nun weiter, daß die Austauschwerte, die in den Faktorenkarten von *Drosophila* verwendet sind, häufig dadurch erhalten wurden, daß die Resultate vieler Kreuzungen addiert wurden, um an großen Zahlen das Mittel des Austausches zu berechnen, das für die betreffenden Faktoren als typisch bezeichnet wurde (vgl. Muller, 1916, S. 217/18, und Sturtevant, 1915, S. 250), so besteht die Möglichkeit, daß Werte erhalten werden, die nichts weiteres bedeuten, als die Austauschzahlen der Tab. VII, IX, XI und XII dieser Arbeit, d. h. es sind Mittelwerte des Austausches innerhalb einer ganzen Population. Es brauchen dabei nicht solche erbliche Verschiedenheiten vorzuliegen wie bei *pineti*, wo (wenigstens anscheinend!) vollständiger Koppelung zweier Faktoren ihr freies Aufspalten gegenüberstand. Würde z. B. eine Population vorliegen, aus zwei Rassen und all ihren Kreuzungsprodukten, wobei die eine Rasse für den Faktor *A* einen Austausch hätte von 10%, die andre für denselben Faktor einen Austausch von 20%, so wird die Berechnung des Austausches um so mehr einem bestimmten Mittelwert sich nähern, der bedingt ist durch das Zahlenverhältnis der verschiedenen Genotypen der Population, je mehr Einzel-

resultate von Kreuzungen benützt wurden. So oft wir auch mit derselben Population die betreffenden Experimente a sführen würden, immer würden wir bei großen Zahlen denselben Mittelwert erhalten. Das glauben wir im einzelnen an *pineti* ausführlich gezeigt zu haben. Es liegt auf der Hand, daß die Werte, die wir so erhalten, uns keinen oder nur geringen Aufschluß geben können über irgendwelche Fragen nach der tieferen Bedeutung des Austauschphänomens. Diese Ausführungen schienen uns notwendig, was z. B. aus folgendem Passus hervorgehen mag: »Thus it appears certain that linkage is a phenomenon which is extremely variable. It may seem that this fact makes the sort of calculations discussed in this paper dangerous and untrustworthy. I can only answer that the range of variability in chromosomes I and II of *Drosophila* females seems to be rather narrow (with the exception of the race discussed above) and that when large numbers are obtained under varying circumstances the inequalities should even up in the end« (Sturtevant, 1915, S. 250)[1].

Haben wir nun aber Austauschwerte, die wirklich typisch sind für bestimmte Faktoren, auf einem methodisch einwandfreien Wege erzielt — zweifellos hält ein Großteil der Crossing-over-Prozente der *Drosophila*-Literatur jeder Kritik stand —, was lehren uns dann diese Austauschwerte? Sind sie wirklich Indices für den relativen Abstand der betreffenden Faktoren im Chromosom, wie Morgan annimmt? Die Resultate Sturtevants geben uns eine eindeutige Antwort auf diese Frage; Sturtevant selbst formuliert sie folgendermaßen: »It should be pointed out that the ‚distances' spoken of are not conceived as representing actual relative spatial relations. There is no means of knowing whether or not crossing-over is more frequent in one part of a chromosome than in another[2]). If there are such differences, then our dia-

[1]) Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen ist eine sehr bedeutende Crossing over-Arbeit erschienen (I. A. Detlefsen, The Effect of Selection on Cross-over values), die eindringlich zeigt, wie berechtigt unsere kritischen Bemerkungen sind. Detlefsen benutzte zu seinen sorgfältig durchgeführten Experimenten, die Aufschluß geben sollen über die Frage, ob die Crossing-over-Werte durch Selektion beeinflußt werden können — was der Fall sein wird, wenn die Variation in den Austauschwerten durch genetische Faktoren bedingt ist — die Mutationen white-eyed, miniatur-winged, zwischen welchen »normalerweise« ein Austausch von 33% besteht. Für dieses beliebig herausgegriffene Beispiel ergaben die Experimente, daß die Austauschwerte nichts weniger als konstant sind, sondern stark variierten und tatsächlich genetische Faktoren in der vorliegenden Population eine Rolle spielten, denn es ließen sich zwei Rassen isolieren durch Selektion, von denen die eine mit einem Crossing-over-Wert von 0,6% (statt 33%!!) reinzüchtete, die anderen mit 6%. Die berechtigte Frage wird nun lauten: wie steht es mit der Konstanz der Crossing-over-Werte der übrigen Faktoren?!

[2]) Von mir gesperrt, auch im früheren Zitat.

grams do not show the relative distances between loci« (1915, S. 250). »But it has been recognized from the beginning that different regions might show different frequencies of crossing-over for the same actual length of chromosome. The results presented in this paper show conclusively that this is the case« (1919, S. 325).

Wir stimmen STURTEVANT in seinen Schlüssen durchaus zu, glauben aber, daß damit die MORGANsche »Distanzhypothese«, wenigstens in ihrer allgemeinen Fassung, aufgegeben ist. Sind uns nun die Crossing-over-Werte nicht relative Abstände, was bedeuten sie uns denn sonst?

Nach den Ergebnissen STURTEVANTS und den Befunden an *pineti* müssen wir schließen, daß der Zusammenhalt zwischen den einzelnen Teilen des Chromosoms durch Kräfte bedingt ist, deren Größe erblich festgelegt ist. Die Größe dieser Kräfte kann nun so sein, daß sie in allen Chromosomenbezirken jederzeit ausreicht, den Zusammenhalt zu garantieren. In diesem Fall haben wir vollständige Koppelung. Sie kann aber auch so bemessen sein, daß sie unter gewissen Umständen, unter bestimmten Umweltsbedingungen der Chromosomen nur noch knapp ausreicht und Zug oder Druck oder chemische Einwirkungen, oder was es auch für Kräfte sein mögen, leicht ein Auseinanderreißen des ganzen Gefüges bewirken können an der einen oder andern Stelle. Das Auseinanderreißen wird da am häufigsten erfolgen, wo die »Konstruktion« des Chromosoms am schwächsten ist. Da auch wird die größte Möglichkeit des Austausches sein. J e g r ö ß e r d e r A u s t a u s c h , d e s t o s c h w ä c h e r d a s C h r o m o s o m e n g e f ü g e a n d e r b e t r e f f e n d e n S t e l l e.

Wären die Kräfte des Zusammenhaltes zwischen den einzelnen Chromosomenteilchen, sagen wir zwischen den »Chromomeren« (BAUR), überall im Chromosom gleich groß, so müßte überall auch dieselbe Möglichkeit des Austausches gegeben sein. Für diesen Spezialfall mag die MORGANsche Idee: je weiter zwei Faktoren auseinander liegen, um so häufiger der Austausch zwischen ihnen, zutreffen.

Dieser Spezialfall mag auch da und dort verwirklicht sein, namentlich für kurze Strecken im Chromosom Geltung haben. Da ferner die Morganschule die Faktorenkarten so konstruierten, daß sie bei der Berechnung immer von kleinen Strecken ausgingen (vgl. MORGAN-BRIDGES, 1919), so mögen diese Faktorenkarten in mancher Beziehung uns die wertvollsten Vorstellungen über die tatsächlichen Verhältnisse geben.

Welcher Natur sind diese Kräfte des Zusammenhaltes im Chromosom? Wir können vorläufig nur so viel sagen, daß Hoffnung besteht, auf experimentellem Wege diese Frage zu lösen. Verheißungsvolle Anfänge sind schon vorhanden z. B. in Untersuchungen über Beeinflussung des Aus-

tausches durch Temperatur (Plough). Gerade solche Experimente, vor allem aber die Experimente über erbliche Variation des Austausches, drängen den Gedanken geradezu auf, daß wir in den Crossing-over-Werten nicht räumliche Beziehungen zwischen den Faktoren, sondern vorerst Kräftebeziehungen zu erblicken haben. So verstehen wir auch leicht allfällige Verschiedenheiten im Austausch zwischen Männchen und Weibchen, denn die Bedingungen, unter denen die Chromosomen in der Eireifung stehen, sind ganz andre, als die in der Samenreifung. Die Kräfte des Zusammenhalts im Chromosom können im männlichen Plasma vollkommen ausreichen, im weiblichen dagegen nur knapp genügen, und allerlei Ursachen mögen auf einem Stadium, das dazu besonders geeignet ist, ein vorübergehendes Aufsplittern des Gefüges und damit ein Austausch von homologen Chromosomenteilchen zur Folge haben.

Wir suchen also die Ursachen des Austausches keineswegs im Gefolge einer spiraligen Umwindung homologer Chromosomen und einer Chiasmatypie, wie Morgan es tut, sondern denken, daß die Aufsplitterung die Ursache ist, und die auf jedem Stadium erfolgen kann. Wir wissen ja gerade aus der vorliegenden Arbeit, daß auch in somatischen Zellen die Koppelungsverhältnisse, wenn auch wohl nur ausnahmsweise, verändert werden können; parallele experimentelle Befunde, die die Chiasmatypiehypothese nie wird erklären können, weil es in somatischen Zellen kein spiraliges Umwinden homologer Chromosomen gibt, sind längst bekannt (vgl. z. B. Muller, 1916, S. 303). Da an entsprechenden Stellen homologer Chromosomen wohl dieselben Kräfteordnungen den Zusammenhalt bewirken, ist es durchaus nicht unwahrscheinlich, daß dieselben Ursachen, die ein Zerreißen eines Chromosoms im diploiden Kern meinthalb zwischen den Faktoren *F* und *G* zur Folge haben, auch im homologen Chromosom an derselben Stelle ein Brechen bewirken können. Damit ist, wenn die alten Kräfte des Zusammenhaltes wieder in Wirkung treten und die aufgesplitterten Teile sich wieder vereinigen, die Möglichkeit zum Austausch gegeben. Vorzugsweise wird die Aufsplitterung dann erfolgen, wenn diese angenommenen Kräfte innerhalb des Chromosoms auf die härteste Belastungsprobe gestellt werden, und das scheint eben während der Reifungsstadien der Fall zu sein. Und da fällt es unserm Denken, im Hinblick auf die experimentellen Ergebnisse, gewiß am bequemsten, anzunehmen, daß das Entzweibrechen erst nach der Konjugation erfolgt. Bei *S. pineti* sahen wir ja tatsächlich, daß bei der Chromosomenkonjugation ein Aufsplittern erfolgen kann. Wann das bei *Drosophila* aber wirklich geschieht, bleibt natürlich eine offene Frage.

Bei zukünftigen Überlegungen über die zytologische Seite des Austauschphänomens, werden wir auch im Auge behalten müssen, daß die Möglichkeit besteht (trotz der bekannten, gegenteiligen Beobachtung Boveris an den *Ascaris*-Chromosomen!), daß die Chromosomen in den Ruhekernen desintegriert werden. Goldschmidt (1917) ging von dieser Annahme aus und kam über die Crossing-over-Erscheinung zu Vorstellungen, die im Grundgedanken jedenfalls mit der vorgetragenen Hypothese übereinstimmen: Crossing-over-Werte bedeuten uns Kräfterelationen, nicht relative Distanzen.

Wenn wir in unsern zytologischen Vorstellungen über den Ablauf des Austauschprozesses von Goldschmidt abweichen, so geschah das nicht deshalb, weil wir seine Annahme nicht für möglich hielten, sondern vielmehr allein deshalb, weil wir in den Ableitungen uns so eng wie möglich an unsre tatsächlichen Beobachtungen halten wollten. Der Kern der Goldschmidtschen Annahme ist jedenfalls nicht durch die Tatsache widerlegt, wie Morgan meint, daß Crossing over nur in ganzen Chromosomenstücken erfolgt und die häufigste Art des Austausches die ist, daß ein Chromosom nur zwei austauschbare Stücke liefert (S. 114, Phys. Basis of Hered.). Diese experimentellen Befunde komplizieren höchstens die Annahme Goldschmidts.

Da wir unsere Hypothese an *Drosophila* selbst prüfen wollen (vorausgesetzt, daß die technischen Schwierigkeiten der Untersuchung nicht allzu groß sind), so können wir alles Weitere der direkten Entscheidung überlassen. Nur noch auf zwei Punkte sei kurz hingewiesen:

Als eine der sichersten Tatsachen der Crossing-over-Theorie bezeichnet Morgan (vgl. Morgan-Nachtsheim, 1921, S. 90) die Tatsache, »daß nicht einzelne Gene, sondern ganze Blöcke von Genen ausgetauscht werden. Weitaus die häufigste Art des Austausches ist tatsächlich die, daß jedes Chromosom zwei austauschbare Stücke liefert«. Unsere zytologischen Daten und Vorstellungen über den Ablauf des Austauschvorganges stehen damit in bester Übereinstimmung.

Sehr wichtig erscheint uns ferner, daß durch die Annahme des Austausches im Gefolge einer Chromosomenaufsplitterung höchst merkwürdige Beobachtungen erklärt werden können; Beobachtungen, die es sehr wahrscheinlich machen, daß Chromosomen gelegentlich ganze Stücke verlieren können, erschlossen daraus, daß ganze Blöcke von Erbfaktoren ausfielen (Faktorenausfall, »deficiency«), und umgekehrt, Chromosomen ganze Stücke durch Anheftung oder Einfügung gewinnen können (Faktorenverdoppelung, »duplication«). Erfolgt der Austausch durch Chromosomenaufsplitterung, so können wir solche Erscheinungen, denen die Chiasma-

typiehypothese ratlos gegenüber steht, durchaus verstehen. — Es mag nicht überflüssig sein, auch auf Widersprüche hinzuweisen, die aus solchen Beobachtungen den MORGANschen Hypothesen erwachsen sind. »Das Studium eines Falles hat gezeigt, daß in der defekten Region kein Faktorenaustausch stattfindet, während der Rest des Chromosoms nur schwach oder überhaupt nicht beeinflußt war. Das Chromosom ist also »verkürzt« um ein Stück, das der »Länge« der defekten Region entspricht« (MORGAN-NACHTSHEIM, S. 128). Trotz dieser Verkürzung oder Verlängerung ist also der Faktorenaustausch in den unverändert gebliebenen Teilen des Chromosoms der übliche. Die ganze Gruppe der Beobachtungen über erbliche Variation der Austauschwerte dagegen versuchte MORGAN gerade durch die Annahme zu erklären, daß ein Längenunterschied in den homologen Chromosomen die Ursache sein könnte. »Wir denken unwillkürlich an einen Längenunterschied des die Faktoren enthaltenden Chromosoms, so daß einander entsprechende Punkte nicht zusammenkommen, woraus dann das Unterbleiben des Austausches folgt.«

Wenn wir also aus dem so imponierenden Gedankengebäude MORGANS die Chiasmatypiehypothese strikte ablehnen und andere Teile stark bezweifeln, so wollen wir nicht versäumen zu betonen, daß das Fundament der ganzen MORGANschen Ideen, die Annahme des Austausches zwischen homologen Chromosomen gerade durch die vorliegenden zytologischen Beobachtungen (und durch die an *monacha*) gesichert ist.

(Zusammenfassungen sind am Schlusse der einzelnen Kapitel gesperrt gedruckt!)

Tafelerklärung.

Sämtliche Photographien sind unretuschierte Originalaufnahmen. Vergrößerung 2000mal in Phot. 4, 5, 10—15. In Phot. 1—3, 6—9 nur 1000mal. Optik immer ZEISS Apochr. 2 mm, n. A. 1,3 und Apochr. 3 mm, n. A. 1,3 kombiniert mit Proj.-Okular 4. — Die Tafel wurde zusammengestellt, als der Plan noch bestand, die Geschlechtschromosomen-Studien I—IV gemeinsam erscheinen zu lassen. Der Großteil der Bilder dieser Tafel wird in Studie IV besprochen werden. Phot. 12 und 15 gehören zu Studie II.

Fig. 1—3. *Sol. pineti*, Metaphase der ersten Reifeteilung im Ei.

Fig. 4. *Sol pineti*, Prophase der ersten Reifeteilung im Ei. Die Chromosomen liegen noch in Verbänden vor.

Fig. 5. *Sol. pineti*, Metaphase der ersten Reifeteilung, Tetraden.

Fig. 6. *Sol. pineti*, Beginn der Anaphase, Elimination im Gang.

Fig. 7. *Sol. pineti*, ein etwas vorgerückteres Stadium.

Fig. 8. *Sol. pineti*, dasselbe, Elimination hier fast beendigt.

Fig. 9. *Tal. tubulosa*, Anaphase der zweiten Reifeteilung mit Eliminationschromatin (?).

Fig. 10. *Sol. pineti*, Blastodermäquatorialplatte mit 61 Chromosomen.

Fig. 11. *Sol. pineti*, dasselbe, hier aber 62 Chromosomen.

Fig. 12. *Tal. tubulosa*, Äqatorialplatte der ersten Spermatozytenteilung mit 30 Chromosomen.

Fig. 13 und 14. *Sol. pineti*, Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung aus einem Ei: 13, Platte des Richtungskörpers; 14, innere Platte. Beide mit 30 Chromosomen.

Fig. 15. *Tal. tubulosa*, Äquatorialplatte der ersten Spermatozytenteilung mit der Ausnahmschromosomenzahl 31!

Literaturverzeichnis.

Baur, E. 1912. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. VI.

—— 1918. Mutationen von Antirrhinum majus. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. XIX.

—— 1918. Über eine eigentümliche mit absoluter Koppelung zusammenhängende Dominanzstörung. Ber. d. D. Botan. Ges. Bd. XXXVI.

—— 1920. Vererbungslehre. 3. Auflage.

Detlefsen, J. A. and E. Roberts. 1921. Studies on Crossing over. I. The Effect of Selection on crossover values. Journ. of exper. Zoöl. Vol. XXXII. Nr. 2.

Ernst, A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, G. Fischer.

Goldschmidt, R. 1917. Crossing over ohne Chiasmatypie? Genetics 2.

—— 1921. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III. Zeitschr. f. ind. Abstammung u. Vererbung. Bd. XXV.

Janssens, F. A. 1909. La théorie de la chiasmatypie. La Cellule. XX.

—— 1919. A propos de la chiasmatypie et la théorie de Morgan. Soc. Belg. Biol. 917—920

Lang, A. 1914. Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie. Jena.

Morgan, Th. H. 1919. The Phys. Basis of Heredity. Philadelphia, von Nachtsheim, übersetzt bei Bornträger. Berlin 1921.

—— and Bridges, C. B. 1919. The construction of chromosome maps. Proc. of the Soc. for Exper. Biol. and Med. XVI.

Muller, J. H. 1916. The Mechanism of Crossing-over. Amer. Naturalist. p. 193—221, 284—305, 350—366, 421—434.

Nachtsheim, H. 1919 und 1920. Referat über die Crossing-over-Arbeiten. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. XX und XXII.

Plough, H. Harold. 1916 und 1921. The Effect of Temperature on Crossing over in Drosophila. Journ. of experim. Zoöl. Vol. XXIV, Nr. XXXII.

Punnett, R. C. 1913. Reduplication series in sweet peas. Journ. Gen. III.

Seiler, J. 1917. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. Sitzber. d. G. nat. Freunde Berlin. Nr. 2.

—— 1920. Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden I. Arch. f. Zellf. Bd. XV.

Seiler, J. und Haniel, C. B. 1921. Chromosomenkoppelung bei L. monacha. Erscheint gleichzeitig wie diese Arbeit im Z. f. Abst. u. Vererb.

Sturtevant, A. H. 1915. The Behavior of the Chromosomes as studied through Linkage. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. XIII.

—— 1919. Inherited Linkage Variations in the second Chromosome. Publ. Carnegie Inst. No. 278.

Tanaka, Y. 1913. Genetic coupling and repulsion in silkworms. Journ. Coll. Agr. Sapporo. V.

Wilson, E. B. and Morgan, Th. H. 1920. Chiasmatypie and crossing over. Amer. Naturalist. Vol. LIV.

Winge, Ö. 1919. On the Relation between Number of Chromosomes and Number of Types, in Lathyrus especially. Journ. of Gen. Vol. VIII.

Aus der histologischen Abteilung des physiologischen Institutes der Universität Wien.

Über den Golgischen Netzapparat bei einigen Wirbellosen.

Von
Dr. phil. **Martha Kolliner.**

Mit 3 Figuren im Text und Tafel XIII.

Seitdem GOLGI mit seiner Bichromat-Silbermethode zuerst im Jahre 1898 im Protoplasma von Zellen aus dem centralen Nervensystem von *Strix flammea* jene eigentümliche Struktur entdeckt hatte, der er den Namen »Apparato reticolare interno« gab, fanden zahlreiche Forscher neue Darstellungsverfahren, mit deren Hilfe sie den Apparat bei vielen Tieren, sowohl Wirbellosen als Wirbeltieren, und zwar am häufigsten in Ganglienzellen, eingehend studierten. Es sind dies: das Osmiumverfahren von KOPSCH (Berlin), welches von ihm und seinem Schüler MISCH, von SJÖVALL und, teilweise modifiziert, bei vielen Untersuchungen, so im allgemeinen bei den Arbeiten aus dem Institute NUSBAUMS in Lemberg, angewendet wurde.

Die neue GOLGI-Methode aus dem Jahre 1908 (Fixierung mit Arsenik-Formol-Alkohol und Imprägnierung der so fixierten Stücke mit $AgNO_3$, das dann mit Hydrochinon reduziert wird), mit der er den Apparat in den PURKINJEschen Zellen des Kleinhirns zur Darstellung brachte, und die besonders bei Italienern, aber auch bei andern Forschern, z. B. LEGENDRE, für die verschiedensten Gewebe in Anwendung kam.

Die Methode von CAJAL (Madrid 1912, Fixierung mit einer Lösung von 1 g Urannitrat in 15 g 40%igem Formalin und 100 g Aqua dest.), durch welche der Netzapparat besonders klar zur Anschauung gebracht wird. Allerdings färben sich auch Mitochondrien, wie speziell DEINEKA und KOLMER beschrieben haben. In Verwendung bei den Spaniern SANCHEZ FAÑANAS, RIO HORTEGA, TELLO u. a. und in Wien bei KOLMER. Auch die vorliegenden Befunde sind zum größeren Teil der CAJALschen, einige GOLGIS Methode zu verdanken.

Die neue CAJAL-Methode (1918, Fixierung mit 1 g Urannitrat, 15 g Formalin, 30 g 95%igem Alkohol, 80 g Aqua dest.), die bei den letzten Arbeiten aus der Schule CAJALS verwendet wurde.

Der Golgische Netzapparat wurde anfänglich vielfach mit andern Strukturen verwechselt und falsch gedeutet, so vor allem von Holmgren, der ihn mit seinen Trophospongien, welche er zuerst in Ganglienzellen von *Lophius piscatorius* beobachtete, für identisch hielt. Die Trophospongien sind nach ihm in die Nervenzelle einwachsende Fortsätze oder Ausläufer von sogenannten Trophocyten, Mantelzellen, welche die Nervenzelle umgeben. Diese Fortsätze sollen miteinander in der Zelle Anastomosen und durch Verflüssigung Hohlräume bilden, die der Nahrungszufuhr dienen. In zahlreichen Arbeiten suchte Holmgren seine Ansicht nicht nur für Nervenzellen, sondern auch für Epithelzellen, insbesondere Cylinderepithelien, und epitheloide Zellen (z. B. im Nebennierenmark der Säuger) zu beweisen. Er unterscheidet zwischen Zellen höherer und niedrerer physiologischer Dignität, von denen die ersteren mit Trophospongien versehen sind. Seine Theorie fand Anhänger, auch Cajal hielt anfänglich die beiden Strukturen für identisch und war der Meinung, daß das Kanalsystem als Excretionsorgan (analog der pulsierenden Vacuole Einzelliger) zu deuten sei. Heute ist Holmgren bereits widerlegt, da nachgewiesen ist, was schon Golgi und Kopsch behaupteten, daß der Golgische Apparat eine streng intracelluläre Bildung darstellt. Duesberg führt (1914) Holmgrens Bilder, als Schrumpfungserscheinungen, auf eine ungeeignete Fixierungstechnik[1]) zurück. Nusbaum zeigt, daß es zwei verschiedene vorhandene, natürliche Bildungen sind, zwischen denen Holmgren keinen Unterschied gelten lassen will, nämlich: der Binnenapparat und Fortsätze von Neurogliazellen, welche in die Nervenzelle eindringen, ohne mit dem Golgi-Apparat in genetisch morphologischem Zusammenhang zu stehen. Kolmer findet speziell gegenüber den Angaben Holmgrens über die Markzellen der Nebenniere, daß auch hier zwischen dem Netzapparat und von der Zelle umscheideten Bindegewebsbalken von Holmgren irrtümlich Kontinuität angenommen wurde. Trotz dieser gegenteiligen Ansichten hat Holmgren in einer neueren Arbeit (1915) diese seine früheren Anschauungen am Beispiel von Spinalganglien mit Nachdruck wieder vorgebracht. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß Rio Hortega 1916 mit der neuen Cajal-Methode neben dem Netzapparat zwischen den Epithelzellen von Anneliden Bindegewebsfibrillen gefärbt hat, und es geht aus seinen Bildern deutlich

---

[1]) Zuerst fixierte Holmgren mit Trichloressigsäure und färbte mit Fuchselin, einer Fuchsin-Resorzinmischung, in neuerer Zeit bediente er sich der Kopsch-Osmiummethode und nimmt an, daß die Trophocyten aus dem Blute Osmium schwärzende Substanzen aufnehmen und diese an die Trophospongien abgeben, wobei die Substanzen sich chemisch etwas verändern.

hervor, daß zwischen diesen beiden Strukturen gar keine Kontinuität besteht.

Holmgren gibt 1902 eine Zusammenstellung der Arbeiten über den Binnenapparat und verwandte Plasmastrukturen, welche 1904 von Bergen (Upsala) ergänzt wird. Eine kritische Zusammenstellung der ganzen Literatur findet sich bei Duesberg (1914).

Weigl (Lemberg) weist nach, daß der Apparat schon vor Golgi von verschiedenen Forschern beobachtet und besonders in Geschlechtszellen unter andern Namen: Pseudochromosomen, Centralkapseln, Archoplasmaschleifen und als solche (atypische) Nebenkerne der Wirbellosen, die nicht Mitochondrienkörper sind (*Helix*), beschrieben wurde.

Der Apparat tritt nicht immer netzförmig auf, sondern auch in Form von Bälkchen, Häkchen usw., wovon später ausführlicher die Rede sein wird. Charakteristisch ist fast immer seine perinucleäre Lage. Beobachtet wurde er bis jetzt in den Zellen folgender Tiere und Organe:

Protozoen: *Monocystis ascidiae*, eine Gregarine aus dem Darm von *Ciona* (Hirschler, Osmiummethode).

Spongien: *Spongilla fluviatilis* (Hirschler, Sjövall-Methode: Formalin-Osmium).

Nematoden: *Ascaris meg.*: Ovocyten (Hirschler, Sjövall-Methode).

Anneliden: *Lumbricus*: Äußeres Epithel (Cajal, Cajal-Methode), Nervensystem und zwar in Nerven- und Gliazellen und Zellen der Schwanschen Scheide (Cajal, Cajal-Methode, Bialkowska und Kulikowska vom Institut Nusbaums, Lemberg, Osmiummethode). Darm (Cajal, Cajal-Methode).

b) Hirudineen: Bialkowska und Kulikowska. Osmiummethode.

Arthropoden: a) Crustaceen: *Potamobius astacus*, *Homarus vulg.*, *Squilla mantis*: Nervenzellen (Polluszinski, Osmiummethode).

b) Insekten: Orthopteren, *Dytiscus* und Schmetterlingslarven. Geschlechtszellen und Nervensystem (Bialkowska und Kulikowska, Osmium). Geschlechtszellen (Weigl, Osmium).

Mollusken: a) Gastropoden: Ganglienzellen von *Helix*, *Limnea palustris*, *Paludina vivipara*, *Planorbis corneus*, *Thetys*. Eizellen von *Helix* (Weigl, hauptsächlich Osmiummethode). Samenzellen von *Paludina* (Perroncito).

b) Cephalopoden: (Weigl, Osmiummethode).

Ascidien: Magenzellen, Darmtrakt, Ovarium (Hirschler, Osmiummethode). Am häufigsten wurde der Netzapparat in Ganglienzellen beobachtet. Das gilt auch für

Wirbeltiere, bei denen er fast in allen Geweben untersucht wurde; in Epithelien, Ganglienzellen, Drüsenzellen (Veratti, Negri, Kopsch, Bergen, Kolster, Kolmer, Cajal auch in Zellen der Schwanschen Scheide und in Gliazellen).

Bindegewebe (Bergen, Deineka, Cajal).

Knorpelzellen (Bergen, Pensa, Comes, Laguesse, Renaud, Kolmer).

Blut (Smirnow, Sinigaglia [Erythrocyten von Amphibien], Bergen [Leucocyten von Hund und Katze], Kolster [Leucocyten], Berenberg-Gossler [Erythrocyten von jungen Hühnerembryonen]).

Muskulatur (Fedele [Herzmuskel], Veratti, Sanchez, Rio Hortega, Kolmer [*Cavia*, Frosch, *Homo*]).

Leber (Stropeni, Kolmer [Katze]).

Gallenblase (D'Agata bei *Cavia*).

Pankreas, Parotis, Thyreoidea (Negri).

Niere und Nebenniere (Pensa [Meerschweinchen und Katze], Pilat, Brugnatelli, Kolmer).

Sinnesorgane: Riechepithel (Fañanas, Veratti). Hautsinnesorgane (Kolmer bei Amphibien), Netzhaut (Cajal).

Geschlechtsapparat (Negri, Kolster, Kolmer, Rio Hortega).

Keimzellen (Sjövall, Perroncito, Rio Hortega [Säugerei], Weigl [Säuger, Amphibien], Kolmer [Meerschweinchen, Sperling], Berenberg, Gossler [Hühner].

In embryonalen Geweben (Golgi in Spinalganglienzellen von Rinderembryonen, Smirnow in viermonatigem menschlichem Embryo, Sjövall in Hühnerembryonen, Biondi in der Auskleidung des Plexus choroideus von Hühnerembryonen, Fañanas in allen Zellen der embryonalen Keimblätter, Hirschler, Kolster in embryonalem Mesenchym, aus welchem Knorpelzellen hervorgehen, Cajal in embryonalen Zellen aller Sinnesorgane in Erythroblasten, Marcora in Nervenzellen von Entenembryonen).

In pathologischen Geweben: a) In Tumoren (Golgi, Veratti, Moriani, Savagnone).

b) In verletzten motorischen Nervenzellen (Marcora im Hypoglossus).

Die morphologische Struktur des Apparates ist eine sehr mannigfaltige. Weigl meint daher, daß das einzige sichere Kennzeichen die chemische Reaktion sei. Nach ihm baut sich der Netzapparat hauptsäch-

lich aus lecithinhaltigen Verbindungen auf[1]), wofür die Schwärzung bei längerer Einwirkung von Osmiumsäure (die Osmiumsäure wird reduziert) spricht[2]). Bei der Fixierung kommt es leicht zu Quellungserscheinungen und zu Auslaugung der Substanz, wodurch sich die Bilder Holmgrens (Saftkanälchen) erklären. Auch eine Identität mit Mitochondrien wurde behauptet (Goldschmidt, Benda, Neves) oder ein genetischer Zusammenhang (Deineka), ist aber infolge des verschiedenen chemischen und färberischen Verhaltens widerlegt (Marcora, Kolmer, Cajal, Hirschler).

Die Hypothese Legendres, daß eine Identität mit den Nissl-Körpern vorliege (auch Holmgren vermutet hier Beziehungen), widerlegt sich ebenfalls durch die Unterschiede in der chemischen Reaktion. Auch stellten verschiedene Forscher die Nissl-Körper neben dem voll ausgefärbten Netzapparat in der gleichen Zelle (bei Spinalganglien und im Rückenmark verschiedener Säuger) durch Nachfärbung mit Toluidinblau dar.

Über die physiologische Bedeutung des Apparates ist noch nichts Sicheres bekannt; auch Golgi und Duesberg geben dafür keine nähere Erklärung, sie erscheint ihnen dunkel. Alle Forscher aber stimmen darin überein, daß es sich um einen lebenswichtigen Bestandteil der Zelle handle. Cajal vergleicht ihn mit der pulsierenden Vacuole der Infusorien. Doch widerspricht der Deutung als Exkretionsorgan ebenso wie der Holmgrenschen Annahme seiner trophischen Natur die völlig intracelluläre Lage, was die neueren Autoren alle übereinstimmend betonen. Weigl spricht die Vermutung aus, daß der Apparat als Stoffwechselkern funktionieren könne. Perroncito nimmt an, daß ihm Funktionen bei der Zellteilung zufallen, da er bei männlichen Keimzellen an der Substanz des Netzapparates ähnliche Teilungsfiguren beobachtete, wie sie bei der Karyokinese an den Kernsubstanzen bekannt sind. Er nennt diesen Vorgang Dictokinese und meint, daß er der Kernteilung vorangehe. Kolmer weist auf das reziproke Verhalten zu den Mitochondrien hin: in den an Mitochondrien reichen, wenig differenzierten Darmzellen der Wirbeltiere ist der Apparat am spärlichsten, in den an Mitochondrien armen, hoch differenzierten Ganglienzellen am deutlichsten ausgebildet und nimmt daher auch hier den größten Raum ein. Allerdings sind in jüngster Zeit von Osk. Schulze[3]) und Schirokoporoff auch in gangliösen Elementen reichlich Mitochondrien abgebildet worden. Hirschler behauptet infolge seiner

[1]) Nach Weigl vielleicht Lecithinalbumin.

[2]) Daneben sollen noch andere spezifische Substanzen (Albumine) auftreten, die sich nicht durch Osmium schwärzen, aber sich beinahe mit allen Reagenzien konservieren und durch das Holmgrensche Fuchselin färben lassen.

[3]) S. die neue Auflage des Stöhrschen Lehrbuchs.

Beobachtungen an Ascidieneiern, daß der Apparat ebenso wie die Mitochondrien am Aufbau des Dotters beteiligt sei, und daß während der Embryonalentwicklung der Dotter wieder Substanz an diese Gebilde abgebe. Er nimmt auch an, daß der Apparat in jugendlichen Nervenzellen und in Ovocyten das Centrosom enthält und daß er bei der Kern-Plasmarelation eine Vermittlerrolle spielt, ähnlich wie die sogenannten Chromidien.

Es sind somit in den verschiedensten Geweben von Wirbellosen und Wirbeltieren dem Netzapparat entsprechende Bildungen nachgewiesen worden. Immerhin macht es bei vielen Tieren allerhand Schwierigkeiten, diesen Nachweis für jedes einzelne Gewebe zu erbringen. Im Sinne der Annahme, daß der Netzapparat wie der Kern, wie der Centralkörperapparat und die Mitochondrien als fast immer vorhandener, allgemeiner Zellbestandteil aufzufassen sei, ist es von Wichtigkeit, sein Vorhandensein, sei es auch nur in einer modifizierten Form, in möglichst vielen Zellarten der gesamten Tierreihe nachzuweisen und so die Ansicht von seinem allgemeinen Vorkommen auf möglichst breiter Basis zu stützen. Zumal wäre es interessant, nachdem von Van der Stricht, Sjövall, Weigl, Perroncito, Deineka, Kolmer und Hirschler gezeigt wurde, daß der Netzapparat, ähnlich wie die Mitochondrien, auch auf die Geschlechtszellen übergehe, den Nachweis zu erbringen, daß dies in der Tierreihe als allgemein angesehen werden darf, und von besonderem Interesse wäre es, das Verhalten des Apparates bei männlichen und weiblichen Keimzellen während der Befruchtung und dann in der befruchteten Eizelle zu verfolgen, da wir vor allem dank Fañanas und Hirschler wissen, daß schon in embryonalen Stadien der Netzapparat, wenn auch in vereinfachter Form, in allen von der befruchteten Eizelle abstammenden embryonalen Zellen beobachtet werden kann.

Der Nachweis des Netzapparates in männlichen Keimzellen ist mir bei *Lumbricus* (Cajal-Methode), bei der Larve eines Bockkäfers »*Rhagium inquisitor*«, bei *Astacus* und *Psophus* gelungen, während ich nicht imstande war, den Apparat in den Keimzellen von *Ascaris megalocephala* (ich untersuchte sowohl männliche als weibliche) zur Darstellung zu bringen, was Hirschler mit Hilfe der Sjövall-Methode (Ovogenese) glückte[1]).

Taf. XIII, Fig. 1 und 8 und Mikrophot. 3 stellen Partien aus den Hoden von *Lumbricus* dar. Der Netzapparat umgibt bei den männlichen Keimzellen den Kern und bildet in der Gegend der Mittelstückanlage

[1]) Hirschler wies den Apparat im Ovarium von Ascidien (*Ciona*) nach.

eine Kappe. Er konnte in Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden beobachtet werden. Die Stücke kamen nach achtstündiger Fixierung mit Urannitrat-Formalin und Auswaschung mit Aqua dest. gegen 40 Stunden in ein Bad von 1%igem $AgNO_3$ und wanderten nach neuerlich erfolgter Auswaschung und Reduzierung mit Formol-Hydrochinon durch eine Alkoholreihe von steigender Konzentration ins Xylol, um dann in Paraffin eingebettet zu werden.

Taf. XIII, Fig. 14 zeigt eine Abbildung aus dem Hoden von *Rhagium inquisitor*, und zwar Spermatocyten mit dem Netzapparat in ganz analoger Ausbildung wie bei *Lumbricus*, nur ist die Fixierung hier weniger deutlich gelungen. Verfahren nach Golgi: 45 Stunden Arsen-Formol-Alkohol, Auswaschung, 3 Tage Silbernitrat, Auswaschung, Hydrochinon, Alkoholreihe, Xylol, Paraffin. Die Schnitte wurden mit Thionin nachgefärbt, um die Kerne deutlich hervortreten zu lassen.

Die Fig. 17, 18, 19, 20, 21 geben ein Bild der Spermatogenese von *Psophus*. Netzapparat und Mitochondrien sind mit Hilfe der Cajalschen Methode nebeneinander zur Darstellung gebracht, und zwar ist der Netzapparat in intensiv schwarzer Färbung, körnchenförmig diffus im ganzen Protoplasma verteilt, während die Mitochondrienmasse graubraun ist und je nach dem Entwicklungszustand der Zelle verschiedene Form aufweist. Die Kerne sind mit Thionin gefärbt.

In Fig. 17 sehen wir Spermatogonien mit diffusem Netzapparat und schleifenförmig angeordneten Mitochondrien an der Oberfläche der Kernmembran, in Fig. 18 Spermatogonien mit diffusem Netzapparat und geteiltem Mitochondrienkörper, in Fig. 19 Spermatocyten mit körnchenförmigem Netzapparat und einem kugeligen Mitochondrienkörper, dasselbe in Fig. 20, wo sich die Spermatocyten bereits gestreckt haben, und in Fig. 21 Spermatiden mit sehr feinkörnigem, diffusem Netzapparat und länglichem, zum Teil aus zwei nebeneinander liegenden Stücken bestehenden Mitochondrienkörper.

In der Wand der Samenschläuche und des Ovariums von *Psophus* sah ich den Apparat in Form von kleinen Ringelchen auch diffus im ganzen Protoplasma verbreitet, nicht allein in den dem Kern anliegenden Teilen (Fig. 16, 22).

In Spermatozoen von *Potamobius astacus* (Fig. 26) tritt nach Anwendung des Cajalschen Verfahrens der körnige diffuse Netzapparat ebenfalls neben dem in ringförmigen Zonen angeordneten Mitochondrienkörper hervor, in den Wandzellen des Vas deferens (Fig. 25) sind die einzelnen Elemente des auch hier diffusen Netzapparates bedeutend größer.

Bei *Lumbricus* verfolgte ich den Netzapparat fast in allen Geweben (Taf. XIII, Fig. 3. 4. 5. 6. 7. 10 (äußeres Epithel, Darm- und Drüsenepithelien, Muskulatur, Bindegewebe, Nervensystem). Am äußeren Epithel erhielt ich Bilder, die mit den CAJALschen vollständig übereinstimmten (Mikrophot. 1). Sehr deutlich trat der Apparat im Darmepithel in jeder einzelnen Zelle zutage (Mikrophot. 2). In den Muskelzellen (Fig. 5, 6, 7) umgibt er in der typischen Schleifenbildung den Kern. In den Ganglienzellen nimmt der Apparat den allergrößten Raum ein. Er findet sich hier in dichten Schleifen und Maschen angeordnet, zwischen denen in einzelnen Fällen Verbindungen wahrzunehmen sind. Der Regenwurm scheint ein besonders günstiges Objekt für die Darstellung des Apparates zu sein, da er mit verschiedenen Methoden, speziell im Nervensystem und im Epithel nachgewiesen wurde, so von CAJAL selbst (CAJAL-Methode) und am Lemberger Institute von BIALKOWSKA und KULIKOWSKA (Osmiummethode). Bei den Drüsenzellen des Clitellums (Fig. 4, 10, Verfahren wie bei Fig. 1), welche reichlich mit Secret angefüllt sind, wird der Netzapparat an die Zellbasis gedrängt[1]). KOLMER beschrieb dasselbe Verhalten in den secretreichen Drüsenzellen der Froschtube. Hierbei fand er stets Teile des Apparates der seitlichen Begrenzung der Zelle stark angenähert und meint, daß HOLMGREN durch ähnliche Bilder bewogen wurde, den völlig intracellulären Charakter der Struktur zu leugnen. Auch in Amöbocyten in der Leibeshöhle konnten Netzapparate dargestellt werden.

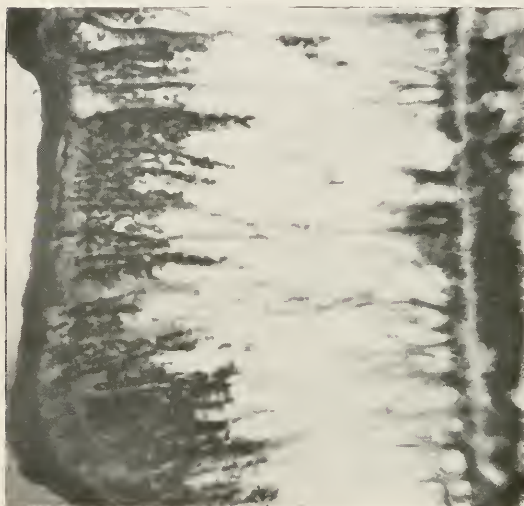


Fig 1.

Bei *Hirudo med.*[2]) gelang es mir weder mit der CAJALschen noch mit der GOLGIschen Methode deutlich gefärbte Netzapparate zur Darstellung zu bringen.

---

[1]) Er weist hier einen recht komplizierten Bau auf und färbt sich intensiv.

[2]) Im Nervensystem wurde er von BIALKOWSKA und KULIKOWSKA nach Anwendung der Osmiummethode von KOPSCH beobachtet.

Bei *Gammarus* unter den Crustaceen konnte ich den Apparat nicht darstellen, bei *Potamobius astacus* hingegen außer in den schon erwähnten Zellen noch insbesondere in Ganglienzellen in Körnchenform (Fig. 23)[1]) und in Amöbocyten aus der grünen Drüse in Form von Schleifen und Häkchen (Fig. 24).

Von Insekten untersuchte ich noch Feuerwanzen, Fliegen und Wespen erfolglos, bei Grillen konnte ich den Apparat in Ganglienzellen aus dem oberen Schlundganglion beobachten (Fig. 15, Cajal-Methode). Er schließt sich hier dicht dem Kern an und ist in lauter kurze Häkchen und Schleifen



Fig. 2.

aufgelöst, was übrigens für Nervenzellen der Wirbellosen, nach sämtlichen Abbildungen, die ich gesehen habe, im allgemeinen typisch zu sein scheint. Bei *Psophus* studierte ich den Apparat ebenfalls an Nervenzellen und, wie schon erwähnt, am Geschlechtsapparat und an männlichen Keimzellen bei der Spermatogenese (Cajal-Methode).

Auch bei den Ganglienzellen von *Helix pomatia* (Taf. XIII. Fig. 2) konnte ich ganz ähnliche Bilder beobachten (Cajal-Methode). Im Geschlechtsapparat von *Helix pomatia*, und zwar im Epithel der fingerförmigen Drüse (Fig. 9, Cajal-Methode) und in Zellen des Receptaculum

[1]) Hier sei erwähnt, daß Cajal in Ganglienzellen von Säugern manchmal eine ähnliche Anordnung des Netzapparates antraf.

seminis (Fig. 13, Golgi-Methode), ferner im Epithel der Radula (Fig. 11, 12, Golgi-Methode) war der Netzapparat deutlich sichtbar. In allen diesen Epithelien liegt der Apparat einseitig, gegen die freie Zellfläche zu dem Kern an.

Untersuchungen am Geschlechtsapparat von Seeigeln blieben erfolglos, doch standen mir nur wenig Tiere zur Verfügung, da das marine Material durch Krieg und Kriegsfolgen leider kaum zugänglich ist.

Zuletzt untersuchte ich Spongilla aus dem Lunzer See und erhielt mit der Cajalschen Methode ähnliche Bilder wie Hirschler mit dem Formalin-Osmiumverfahren. In allen Zellen der Geisselkammern waren deutlich Netzapparatstrukturen zu beobachten.

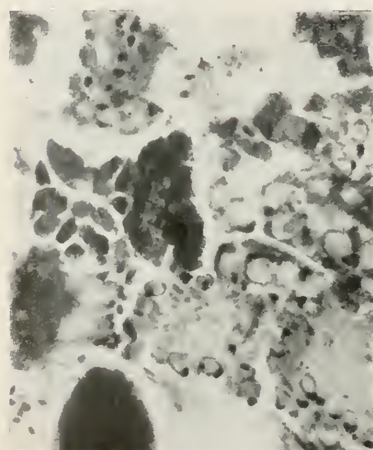


Fig. 3.

Aus dem vorliegenden Material darf wohl gefolgert werden, daß die bisherige Ansicht, daß der Netzapparat in irgendeiner Form in jeder tierischen Zelle nachgewiesen werden kann, immer mehr allgemeine Anerkennung finden wird, wenn auch heute noch eine Menge von Zellarten nur schwer unsern Bemühungen zugänglich sind. Dabei scheint sich tatsächlich herauszustellen, daß ein gewisser Unterschied in der morphologischen Anordnung des Apparates bei Wirbeltieren und Wirbellosen ziemlich konstant nachzuweisen ist. Allerdings darf man gegenüber den polnischen Forschern doch betonen, daß die Unterschiede nicht ganz so durchgreifend sind wie aus ihren Angaben hervorzugehen scheint, denn es dürften sich, wie speziell die Oberflächenepithelien von *Lumbricus* und manche Bildungen in den Ganglienzellen Wirbelloser zeigen, einzelne Zelltypen finden, bei denen die morphologische Anordnung des Netzapparates der für die Wirbeltiere typischen ziemlich nahekommt. Es ist anzunehmen, daß bei Vervollkommnung der Methodik der Apparat, welcher offenbar aus besonders differenzierten, individuell nachweisbaren Teilen des Protoplasmas sich aufbaut, mit derselben Klarheit wie andere stets vorhandene Zellbestandteile in allen Zellen zur Anschauung gebracht werden kann. Wir wissen, daß diese Teile des Protoplasmas ihre eigene chemische Zusammensetzung und höchstwahrscheinlich ihre besondere physiologische Bedeutung haben, daß es Zellbestandteile sind, denen bei

der Teilung der Zelle eine Rolle zukommt (Dictokinese nach PERRONCITO). Zieht man das Vorkommen des Netzapparates in den Keimzellen in Erwägung (welches auch ich beobachten konnte), sowie sein Auftreten in der befruchteten Eizelle (HIRSCHLER) und in den embryonalen Geweben (HIRSCHLER, CAJAL, FAÑANAS u. a.), so bietet dies mit eine Stütze für die Theorien, nach denen nicht allein der Kern Träger von Vererbungssubstanzen sein kann, sondern auch bestimmte individualisierte Teile des Zelleibes auf die Nachkommen übergehen. Allerdings harrt unser da noch die Aufgabe, das Schicksal der mit dem Spermium eingebrachten Netzapparatsubstanz während der Befruchtung und der ersten Vorgänge der Kernvereinigung in der Zelle zu beobachten.

Zum Schluß sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. KOLMER für seine vielseitige Anregung und Unterstützung bei dieser Arbeit herzlichst zu danken.

Figurenerklärung.

ZEISS-Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30, Kompensationsocular 8 (bei Fig 1—15), Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches. Phot. Verkleinerung lin. 1/2.

Fig. 1. *Lumbricus.* Spermatocyten und in Umwandlung begriffene Spermatiden. Der kappenförmige Netzapparat als dunkler Belag in der Gegend der Mittelstückanlage. CAJAL-Methode.

Fig. 2. *Helix pom.* Zwei große Ganglienzellen aus dem oberen Schlundganglion. Netzapparat im Protoplasma rings um den Kern. CAJAL-Methode.

Fig. 3. *Lumbricus.* Ausführungsgang des Nephridiums. Netzapparat an typischer Stelle in den cylindrischen Zellen zwischen Kern und freier Zelloberfläche. CAJAL-Methode.

Fig. 4. *Lumbricus.* Zellgruppe aus dem Drüsenepithel des Clitellums. Schrägschnitt. Durch die strotzende Füllung der Zelle mit Secret wird der Netzapparat an die Zellbasis gedrängt. CAJAL-Methode.

Fig. 5. *Lumbricus.* Wenig schräger Schnitt durch Muskelfasern. Netzapparat in der Umgebung des Zellkernes. CAJAL-Methode.

Fig. 6. Dasselbe. Längsschnitt.

Fig. 7. Dasselbe. Querschnitt.

Fig. 8. Dasselbe wie Fig. 1, daneben noch Spermatogonien.

Fig. 9. *Helix pom.* Fingerförmige Drüse. Netzapparat zwischen Kern und freier Zelloberfläche. CAJAL-Methode.

Fig. 10. Dasselbe wie Fig. 4. Längsschnitt. CAJAL-Methode.

Fig. 11. *Helix pom.* Radulaepithel. Netzapparat zwischen Kern und freier Oberfläche. GOLGI-Methode.

Fig. 12. Dasselbe.

Fig. 13. *Helix pom.* Receptaculum seminis. Netzapparat zwischen Kern und freier Zelloberfläche. GOLGI-Methode.

Fig. 14. *Rhagium.* Spermatocyten. Netzapparat neben dem Kern. Golgi-Methode.

Fig. 15. *Grillus.* Große Ganglienzelle aus dem oberen Schlundganglion. Cajal-Methode.

Fig. 16. *Psophus.* Samenschlauch, Kompensationsoc. 2. Cajal-Methode.

Fig. 17. *Psophus.* Spermatogonien, Netzapparat und Mitochondrien. Schleifenförmige Anordnung von Mitochondrienstadien an der Oberfläche der Kernmembran vor der Spermatogonienteilung. Kompensationsoc. 2. Cajal-Methode.

Fig. 18. *Psophus.* Spermatogonien mit geteiltem Mitochondrienkörper. Kompensationsoc. 2. Cajal-Methode.

Fig. 19. *Psophus.* Spermatocyten, Netzapparat und Mitochondrien, Ocular 4. Cajal-Methode.

Fig. 20. *Psophus.* Spermatocyten, Netzapparat und Mitochondrien. Ocular 4. Cajal-Methode.

Fig. 21. *Psophus.* Spermatiden, Mitochondrien und Netzapparat. Kompensationsoc. 4. Cajal-Methode.

Fig. 22. *Psophus.* Drei Zellen aus dem Ovarium. Kompensationsoc. 2. Cajal-Methode.

Fig. 23. *Astacus.* Ganglienzelle. Kompensationsoc. 2. Cajal-Methode.

Fig. 24. *Astacus.* Leucocyten aus der grünen Drüse. Kompensationsoc. 6. Cajal-Methode.

Fig. 25. *Astacus.* Zwei Zellen aus der Wand des Vas deferens. Kompensationsoc. 2 Cajal-Methode.

Fig. 26. *Astacus.* Spermatozoen aus dem Hoden, Netzapparat und Mitochondrien. Kompensationsoc. 4. Cajal-Methode.

Literatur.

D'Agata. Über eine feine Struktureigentümlichkeit der Epithelzellen der Gallenblase Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXXVII, 1. 1911.

Bergen. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder des Netzapparates. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXIV. 1906.

Bialkowska und Kulikowska. Über den Golgi-Kopschschen Apparat der Nervenzellen bei den Hirudineen und Lumbricus. Anat. Anz. Bd. XXXVIII. 1911.

—— Über den feineren Bau der Nervenfasern bei verschiedenen Insekten. Bull. int. de l'Academie des Sciences de Cracovie. 1912 B.

Cajal. Struktur der sensiblen Ganglienzelle des Menschen und der Tiere. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XVI. 1907.

—— Formula de fixacion para la demonstracion facil del apparato reticolare de Golgi. Trabajos del Lab. de Invest. biolog. Madrid. Bd. X. 1912.

—— L'appareil reticulaire de Golgi-Holmgren. Trab. del Lab. de Invest biolog. de Madrid. 1907.

—— Algunas variaciones fisiologicas ect. Trab. del Lab. de Invest. biolog. Madrid. Bd. XII. 1914.

Deineka. Der Netzapparat von Golgi an einigen Epithel- und Bindegewebszellen während der Teilung. Anat. Anz. Bd. LXI. 1912.

DUESBERG. Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules embryonaires. Anat. Anz. Bd. XXXV. 1910.

—— Trophospongien und GOLGIscher Binnenapparat. Anat. Anz. Ergänzungsbd. LXVI. 1914.

ERHARD. Studien über Trophospongien. Festschrift zum 60. Geburtstag RICHARD HERTWIGS. 1910.

FAÑANAS. Nota preventiva sobre el apparato reticolare de GOLGI en el embrion de pollo. Trabajos de Lab. de Invest. biol. 1912.

FREDERICKSE. Der Zusammenhang zwischen Mitochondrien und Bindegewebsfibrillen. Anat. Anz. 1917.

GOLGI. Une méthode pour la prompte et facile démonstration de l'appareil réticulaire interne des cellules nerveuses. Arch. Ital. de Biol. T. XLIX. Fasc. I. 1908.

HIRSCHLER. Über Plasmastrukturen in den Tunikaten-, Spongien- und Protozoenzellen. Anat. Anz. Bd. XLVII. 1914.

—— Über die Plasmakomponenten (GOLGIscher Apparat, Mitochondrien) der weiblichen Geschlechtszellen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXXXIX. 1917.

—— Über den GOLGIschen Apparat embryonaler Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XCI. 1918. 8. Juni.

HOLMGREN. Studien in der feineren Anatomie der Nervenzelle. Anat. Hefte. Bd. XV. 1900.

—— Trophospongium und Apparato reticolare der spinalen Ganglienzellen. Anat. Anz. Bd. XLVI. 1914.

—— Die Trophospongien spinaler Ganlgienzellen. Arkiv för Zoologi. Bd. IX. Nr. 15. 1915.

KOLMER. Über einige durch RAMON Y CAJALS Uran-Silbermethode darstellbare Strukturen und deren Bedeutung. Anat. Anz. Bd. XLVIII. 1915.

—— Zur vergleichenden Histologie, Cytologie und Entwicklungsgeschichte der Säugernebenniere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XCI. 1918.

KOLSTER. Über die durch GOLGIS Arsenik- und CAJALS Urannitrat-Silbermethode darstellbaren Zellstrukturen. Anat. Anz. Ergänzungsbd. XLIV. 1913.

KOPSCH. Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und andern Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitzber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. 1902. 2. Halbjahr.

KULESCH. Der Netzapparat von GOLGI in den Zellen des Eierstocks. Zeitschr. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIV. Abt. 1. Heft 1.

LEGENDRE. Recherches sur le réseau interne de GOLGI des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Anat. Anz. Bd. 36. 1910.

MARCORA. Sur les altérations de l'appareil réticulaire interne des cellules nerveuses motrices, consécutives à des lésions des nerfs. Arch. Ital. de Biol. Bd. LIII. 1910.

—— Über die Beziehung zwischen dem Binnennetze und den NISSLschen Körperchen in den Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XXXV. 1910.

MEVES. Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

—— Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.

—— Die roten Blutkörperchen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVII. 1911.

Meves. Was sind Plastosomen? Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXXXV. 1914.
—— Eine neue Stütze für die Plastosomentheorie der Vererbung. Anat. Anz. Bd. L. 5. April 1918.
Monti Rina. L'apparato reticolare interno di Golgi nelle cellule nervose dei Crostacei. Rend. R. Acad. dei Lincei Cl. Sc. fis.-mat. e nat. Vol. XXVIII.
Nusbaum. Über den sogenannten inneren Golgischen Apparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien, Chromidien und andern Zellstrukturen im Tierreich. Arch. f. Zellf. Bd. X. 1913.
Pensa. Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitocondri-cloroplasti). Arch. f. Zellf. Bd. VIII. 1899.
—— Ancora sulla struttura della cellula cartilaginea. Anat. Anz. Bd. XLI.
Perroncito. Beiträge zur Biologie der Zelle (Mitochondrien, Chromidien, Golgischer Binnenapparat in den Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVII, 1. 1911.
Pilat, Der intracelluläre Netzapparat in den Epithelzellen in der Nebenniere vom Igel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXX, 1. 1912.
Polluscinski. Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. Bull. internat. de l'Académie de Cracovie. 1911.
Popoff. Ein Beitrag zur Chromidialfrage. Festschrift zum 60. Geburtstag R. Hertwigs. 1910.
Retzius. Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIV.
Rio Hortega. Détails nouveaux sur la structure de l'ovaire. Trabajos del Lab. Invest. biol. XI. 1913.
—— El conectivo interepitelial. Trabajos del Lab. Invest. biol. Bd. XIV. 1916.
Sanchez. Sobre la estructura intima de la fibra muscular en los invertebrados. Trabajos del Lab. de Invest. biol. de la Univ. Madrid. Tom. XI. Fasc. 1. 1913.
—— Recherches sur le réseau endocellulaire de Golgi dans les cellules de l'écorce du cervelet. Trabajos del Lab. de Invest. biol. de la Univ. Madrid. Bd. XVI. 1916.
Savagnone. Sur le réseau interne de Golgi dans les cellules des tumeurs. Arch. Ital. de Biol. Bd. LIII. 1910.
Sinigaglia. Observations sur la structure des globules rouges. Arch. Ital. de Biol. T. LIII. 1910.
Sjövall. Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anat. Anz. Bd. XXVIII. 1906.
Weigl. Zur Kenntnis des Golgi-Kopschschen Apparates in den Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. Verhandl. d. 8. Zool.-Kongr. in Graz. 1910.
—— Über den Golgi-Kopschschen Apparat in den Epithelzellen des Darmes, Festschrift für Nusbaum. 1911.
—— Vergleichend-cytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und dessen Verhältnis zu andern Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. internat. de Académie des Sciences de Cracovie. 1912 B.

Die Oogenese von Tubifex tubifex (Müll.).

(Zur Kritik der „Kernverschmelzung“ Oschmanns.)

Von

Hans Loewenthal.

Mit Tafel XIV.

Oschmann hat (1914) die Oogenese von *Tubifex bavaricus* — einer von ihm neu beschriebenen Species — geschildert. Nach seinen Angaben sollte das unreife Ei schließlich durch Verschmelzung von Plasma und Kernen zahlreicher Oocyten entstehen. Es liegt auf der Hand, daß, wenn dies zutrifft, unsere cytologischen Grundvorstellungen von der Konstanz der Chromosomenzahl, der Chromosomenindividualität usw. berichtigt werden müßten. — Eine auf Anregung von Herrn Prof. Schleip unternommene Nachuntersuchung ergab folgende Befunde:

Die jüngsten Oogonien (Taf. XIV, Fig. 1) haben ovale Kerne, deren Chromatin auf einem sehr feinen Reticulum in groben Körnern an der Oberfläche verteilt ist; ein kompakter Nucleolus liegt annähernd central. Die Kerne — nur durch wenig Plasma voneinander getrennt — liegen dicht gedrängt; Zellgrenzen sind nicht erkennbar. — Später (Fig. 2) verteilt sich das Chromatin feiner auf dem achromatischen Reticulum, es bilden sich Spireme, und die Kerne teilen sich. Eine Gruppierung der Zellen bzw. Kerne z. B. in Oktaden wie sie Vejdovsky (1907) für Enchyträiden beschreibt, zeigt sich hier nicht; auch bei Enchyträiden kommen mehrzellige Komplexe vor, so daß dort Ausnahme ist, was bei *Tubifex* Norm. Auf die beschriebenen Stadien folgt die Synapsis in ihren verschiedenen Phasen. — Nach ihrer Auflösung erscheinen die nunmehrigen Oocyten (Fig. 3) mit deutlichen Zellgrenzen, treten in die erste Wachstumsperiode ein, in der — im Gegensatz zur zweiten — alle Zellen gleichmäßig und ohne Dotterbildung heranwachsen. Auch im chromatischen Bestand der Kerne scheint keine Oocyte vor der andern ausgezeichnet zu sein. In dieser Wachstumsperiode wird etwa das Doppelte der Größe der postsynaptischen Kerne erreicht.

Jetzt treten die Oocyten in eine Periode, die Oschmann als »Verschmelzungsperiode« bezeichnet. Bevor ich diese nach meinen Befunden schildere, muß ich noch einem Einwand, den man mir machen könnte, begegnen: daß ich nämlich eine andere *Tubifex*-Species untersuchte als Oschmann. Im Prinzip wäre der Einwand berechtigt, allein — wie man weiter unten sehen wird und sich durch Vergleiche überzeugen kann — fand ich auch bei *Tubifex tubifex* die gleichen Bilder wie Oschmann bei *Tubifex bavaricus*, um ihnen freilich — wie ich glaube, in besserer Übereinstimmung mit den Tatsachen — eine ganz andere Deutung zu geben.

Nach Oschmann geben die Oocyten nach der ersten Wachstumsperiode ihre Selbständigkeit auf und »verschmelzen schubweise in Mengen zu einem größeren Komplex, zuerst die Plasmamassen, in denen wie syncytial die Kerne zu liegen kommen, dann die Kerne, viele zugleich, oder einer um den andern, wie es die Lage ergibt, zu einem einzigen großen Keimbläschen«.

Demgegenüber zeigen unsere Beobachtungen: Nach Abschluß der ersten Wachstumsperiode zeigen sich Oocytenkomplexe der variabelsten Gestalt, den engen Raumverhältnissen des Ovarsegments entsprechend. Diese Komplexe können in Kontinuität mit dem ganzen Ovar bleiben; flottierende Eierstöcke, wie z. B. bei den Enchyträiden, sind nicht die Regel, kommen aber auch besonders gegen Ende der Geschlechtsperiode, wenn der Anfangsteil des Ovars bereits degeneriert ist, vor. Die Zahl der Oocyten, die einen solchen Komplex bilden, scheint nicht konstant, und zukünftige Ei- und Nährzellen sind nicht different. Fig. 3 zeigt einen Teil der Aufsicht auf einen solchen Komplex. Annähernd gleich große, gut voneinander abgegrenzte Zellen mit relativ großem Kern, der einen Nucleolus und das Chromatin in reticulärer Verteilung zeigt.

Es folgt jetzt die zweite Wachstumsperiode, in der sich Ei- und Nährzellen voneinander sondern. Die an der Peripherie eines solchen Zellkomplexes gelegenen Oocyten nämlich beginnen — einzeln nacheinander oder mehrere gleichzeitig — rasch zu wachsen, während die weiter im Centrum gelegenen auf ihrer bisherigen Größe verharren. Aus diesen so heranwachsenden peripheren Zellen werden, wie man bald aus den Veränderungen der chromatischen Substanz der Kerne erkennen kann, die Eier. Das soll uns jetzt an Hand der Abbildungen im einzelnen beschäftigen. Fig. 3 zeigt noch keine Eibildung, — oder wahrscheinlicher, wie wir unten sehen werden, keine Eibildung mehr. Fig. 4 zeigt den Rand und die anschließenden Partien eines Oocytenkomplexes, an dem sich Eier herauszudifferenzieren beginnen. Peripher, unter der peritonealen

Umhüllung, liegen die zukünftigen Eizellen, central die Nährzellen. Die teilweise gerade eben erst merkbare Größendivergenz bildet hier noch den einzigen Unterschied von Ei- und Nährzellen. Fig. 5 gibt das Bild eines etwas weiter vorgeschrittenen Stadiums, das uns eine Übersicht über einen größeren Teil eines Komplexes während der Eibildung gibt. Peripher finden wir wieder die großen Eizellen, gegenüber den andern Zellen jetzt außer der Größe different durch feinere Chromatinverteilung, Vacuolisierung des Nucleolus und chemisch durch Acidophilie des Eikerns gegenüber der Basophilie des Kerns der Nährzellen. Die centralen Partien des Bildes sollen uns weiter unten beschäftigen. Fig. 6 zeigt bei schwächerer Vergrößerung ein weiteres Stadium. Die Größenzunahme hat weitere Fortschritte gemacht, aus dem chromatischen Reticulum des Kerns beginnen sich Chromosomen zu bilden, und endlich wuchert der peritoneale Überzug des Ovars, der bis jetzt kontinuierlich den ganzen Komplex umgab, zwischen die Eizellen hinein, umhüllt jedes Ei für sich ganz und gar und bereitet so die vollständige Loslösung vor. Fig. 10 zeigt unten zwei unreife Eier in verschiedenen Entwicklungsstadien, im linken beginnen die Chromosomen aus dem Kernnetz herauszutreten, im rechten, weiterentwickelten, ist dies geschehen — ein schönes Bild sukzessiver Eibildung, die, wie wir ja oben sahen, bei *Tubifex* neben der gleichzeitigen vorkommt. Dann lösen sich die Eier vom Ovar ab und machen ihre Weiterentwicklung frei in der Leibeshöhle schwimmend durch.

Was wird nun aus den Oocyten, die central gelegen sich nicht zu Eiern entwickeln können? — Während bei einigen Enchyträiden-Species sich alle Zellen einer Gruppe nacheinander zu Eiern entwickeln, so machen bei andern nur einige diese Entwicklung durch, die andern degenerieren. Ein gleiches ist bei *Tubifex* der Fall. Hat ein Ovarkomplex seine Funktion, Eizellen zu bilden, erfüllt, so verfällt er der Degeneration. Die ersten Anzeichen derselben treffen wir bereits während der Eibildung. Die central gelegenen Oocyten nämlich konfluieren unter Verlust ihrer Zellgrenzen, eine Tatsache, die gut mit der Anschauung Gräpers (1914) übereinstimmt, daß sich eine Zellschädigung zuerst durch Aufgabe der Selbständigkeit der Zelle kundgebe. Fig. 5 zeigt im Centrum eine solche zusammengeflossene Plasmamasse, während die peripheren Zellen ihre Grenzen noch erhalten haben. Ein weiter vorgeschrittenes Stadium — entsprechend der Eibildung — zeigt Fig. 6, wo überhaupt keine Zellgrenzen mehr erkennbar sind. Die Kerne kommen bisweilen recht dicht nebeneinander zu liegen; ein Umstand, der — wie wir weiter unten sehen werden, von Bedeutung ist. Während die Kerne in den ersten Stadien der Degeneration noch intakt sind, beginnen auch sie sich jetzt zu ver-

ändern. Auf Fig. 8 sehen wir unten rechts eine Zelle, die anfängt sich zum Ei zu entwickeln. Im übrigen scheint die Hauptperiode der Eibildung dieses Ovarteils vorüber zu sein, denn, während hier die Degeneration schon weit vorgeschritten ist, zeigen Ovarteile in voller Eibildung meist nur die ersten Stadien der Degeneration — also Zellverschmelzung —, so daß also Eibildung und Degeneration der Nährzellen nicht synchron verlaufen. — In der Mitte von Fig. 8 sieht man wieder den Beginn der Degeneration. das Verschwinden der Zellgrenzen, die Kerne scheinbar noch intakt; nur daß bei ihnen eine starke Vacuolisierung des Nucleolus auffällt. Weiter beginnt das Chromatin der Kerne sich stark an der Kernmembran zu konzentrieren, so daß der Nucleolus in eine große Vacuole zu liegen kommt. In Fig. 8 *a* sind zwei solcher Kerne nochmals bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Das Plasma verklumpt zu Kügelchen, die Kerne liegen vollständig frei, jeder feinere Bau geht verloren, und wir finden nur noch eine hyaline Masse, die gleich dem Plasma von der serösen Flüssigkeit der Leibeshöhle resorbiert wird.

Während der eben geschilderte Prozeß des Zugrundegehens der Oocyten, die eine Entwicklung zu Eiern nicht durchmachen, der häufigere, der normale ist, können bisweilen Vorgänge eintreten, die eine Weiterentwicklung vortäuschen können und Oschmann in die Irre geführt haben.

Die Degeneration der Kerne der Nährzellen nämlich erfolgt nicht stets momentan und, wie wir bereits oben erwähnt haben, kommt es bisweilen vor, daß nach Auflösung der Zellgrenzen die Kerne dicht beieinander zu liegen kommen; in diesem Falle kann eine Verschmelzung erfolgen, und es resultieren Bilder, wie sie Oschmann gibt und auch wir in Fig. 9 abbilden. Die zentralen Zellen eines Oocytenkomplexes sind unter Schwinden ihrer Zellgrenzen verschmolzen; bis auf einen, oben in der Mitte gelegenen, sind die Kerne hier aber nicht sofort degeneriert, sondern miteinander verschmolzen. Dieser »Verschmelzungskern« zeigt noch eine — seinen verschiedenen Bestandteilen entsprechend — ungleichmäßige Konstitution, seine Substanz ist teils ein dickmaschiges Netz, teils sehr dünnwabig. Seine Komponenten haben teilweise ihre Form schon vollständig aufgegeben, teils sind sie noch deutlich erkennbar. — Durch innigere Vermischung seiner Bestandteile kann solch durch Verschmelzung entstandener Kern ein einheitlicheres Aussehen gewinnen. In Fig. 10 rechts oben inmitten eines Oocytenkomplexes liegt ein so »neukonstruierter« Kern, der seiner Gestalt, seiner Konstitution und seiner Lage nach als durch Verschmelzung entstanden anzusehen ist. Zwei Eier mit wirklichen Keimbläschen — unten in der Figur — ermöglichen leicht einen Vergleich. Abgesehen von Form, Konstitution und Lage

— schon GATHY (1900) deutete an, daß sich nur peripher gelegene Oocyten zu Eizellen entwickelten — würde die außerordentlich geringe Plasmamenge, in der ein solcher »Verschmelzungskern« regelmäßig liegt, genügen, um erkennen zu lassen, daß es sich nicht um Bildung des Keimbläschens, sondern um ein Degenerationsprodukt handelt. Es ist kaum noch nötig zu bemerken, daß ich niemals sah, daß sich aus solchen central gelegenen mehrkernigen Partien ein Ei entwickelte. Gesehen hat es ja auch OSCHMANN nicht, denn sonst müßte er doch zeigen, wie ein solches »Ei« die Hülle, die oft aus mehreren Zellreihen besteht, durchbricht, etwa nach Art des Follikelsprungs bei den Säugern. Aber es ist eben nicht der Fall, sondern diese Kernverschmelzung ist nur eine Degenerationserscheinung. Diese »ungeschlechtliche Kernverschmelzung« an sich hat ja nichts Wunderbares, wenn man sich der Befunde von NĚMEC (1902) erinnert, der experimentell Verschmelzungen von Kernen somatischer Pflanzenzellen erzeugte und die Kerne sich vollständig rekonstruieren und sogar Spireme auftreten sah. Danach ist denn auch eine gewisse Vereinheitlichung der Substanz bei unsern verschmolzenen Kernen erklärlich.

Daß im übrigen auch in solchen Komplexen, wo der Eibildung ein sofortiger Zerfall des betreffenden Ovarteils nicht folgt, die restlichen Oocyten degenerieren, zeigt Fig. 7. Es ist ein Schnitt durch die Mitte desselben Komplexes, von dem Fig. 3 die Aufsicht gab. Am Rande finden wir noch die gleichen Zellen wie auf der Oberfläche (Fig. 3) des eiförmigen Komplexes. In der Mitte des Bildes sind die Zellgrenzen geschwunden, das Plasma verschiedener Zellen hat sich vermischt, und die Kerne verfallen der Degeneration. Oben liegt ein Kern, dessen Bau, wenn auch durchaus nicht mehr intakt, noch einigermaßen erkennbar ist, aber vom Hämatoxylin tiefdunkel gefärbt wurde: starke Basophilie ist bekanntlich ein Zeichen beginnender Degeneration; außerdem ist an demselben Kern eine zirkulär verlaufende Einschnürung erkennbar, die vielleicht auf eine Amitose zurückzuführen ist. In der Mitte des Bildes sehen wir — gleichsam in einer Vacuole — zwei vollkommen pyknotisierte und corrodierte Kerne, wobei die Vacuole vielleicht durch Diffusion durch die Zellmembran oder auch durch Degeneration des Plasmas zu deuten wäre.

Die Bildungsweise der Eier nur an der Peripherie erklärt auch leicht die OSCHMANN auffallende Erscheinung, daß die vom Ovarialkomplex losgelösten Eier stets auf gleicher Entwicklungsstufe ständen, obwohl sie doch unmöglich gleichartig sein könnten, da nach seinem Modus der Eibildung durch Kernverschmelzung stets nur ein Ei auf einmal gebildet

werden könnte. Zur Erklärung muß er eine Correlation des bereits losgelösten Eies mit dem Muttertier annehmen. Meine Befunde der peripheren, gleichzeitigen Bildung mehrerer Eizellen machen solche Spekulation überflüssig.

Auch die älteren Beschreibungen der Oogenese von *Dinophilus*, bei der gleichfalls Zell- und Kernverschmelzung vorkommen sollte, haben sich ja durch die Befunde von NACHTSHEIM (1919) als falsch herausgestellt.

Damit glaube ich gezeigt zu haben, daß die Behauptungen OSCHMANNS — wie er sie neuerdings (1919) wieder gelegentlich der Untersuchung der Oogenese von *Tubularia* formulierte — »Es gibt keine Zellorgane. Weder Chromosomen, Nucleolus, Sphären, Centrosome, Centriolen usw. sind persistent, noch Kern und Plasma«, der realen Unterlagen entbehren.

Literaturverzeichnis.

GATHY, ED. 1900. Contribution à l'étude du développement de l'œuf etc. In: La Cellule. T. XVII.

GRÄPER, L. 1914. Eine neue Anschauung über physiologische Zellausschaltung. In: Arch. f. Zellf. Bd. XII.

NACHTSHEIM, H. 1919. Cytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus apatris Korsch. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XCIII. Abt. II.

NĚMEC, B. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzung. Sitz.-Ber. der böhm. Ges. der W. in Prag. 1902—1904.

OSCHMANN, A. 1914. Beitrag zum Studium der Zellverschmelzung und der cellulären Erscheinungen. 1. T.: Die Oogenese von Tubifex bavaricus. Arch. f. Zellf. Bd. XII.

—— 1919. Über Zellverschmelzung. Mitt. an die Jahresvers. der Schweiz. Zool. Ges. in Bern.

VEJDOVSKY, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag.

Tafelerklärung.

Fixation: Sublimatgemisch nach PETRUNKEWITSCH. Färbung: mit DELAFIELDschem Hämatoxylin und Pikrokarmin. Schnittdicke: 7,5 μ. Zeichnungen in Objekttischhöhe.

Fig. 1, 2 und 8*a* mit ZEISS-Apochr. 1,5 mm und Komp.-Oc. 6. Fig. 3, 7 und 9 ZEISS-Apochr. 1,5 mm und Komp.-Oc. 4. Fig. 6, 8 und 10 Winkel Objektiv 7a und Komp.-Oc. 4.

Fig. 1. Junge Oogonien am Dissepiment. *P* Peritonealkerne.

Fig. 2. Oogonien und Oogonienmitosen.

Fig. 3. Anschnitt eines Oocytenkomplexes.

Fig. 4. Randpartie eines Oocytenkomplexes mit sich entwickelnden Eizellen.

Fig. 5. Oocytenkomplex in Eibildung.

Fig. 6. Absonderung der Eizellen durch den einwuchernden peritonealen Überzug des Ovars.

Fig. 7. Schnitt durch die Mitte des gleichen Komplexes wie Fig. 3. Degeneration der Oocytenkerne.

Fig. 8. Degenerierender Ovarteil. Unten rechts noch Eibildung.

Fig. 8 *a*. Degenerierende Kerne der Fig. 8 bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 9. Verschmelzende Kerne im Innern eines Oocytenkomplexes.

Fig. 10. In der Mitte des Zellkomplexes ein durch Verschmelzung entstandener Kern. Unten zwei Eier.



Aus der Abteilung für experimentelle Zellforschung des Universitätsinstitutes für Krebsforschung. (Priv.-Doz. Dr. Rhoda Erdmann, Charité-Berlin).

Zytologische Veränderungen von Paramaecium nach Bestrahlung mit Mesothorium.

Von

Dr. Emmerich Markovits.

Mit 6 Figuren und 4 Kurven im Text.

Gerade in neuerer Zeit sind eine Reihe Arbeiten erschienen, die sich wieder mit den Problemen der Zellteilung befassen. Aus technischen Gründen sind diese Arbeiten oft an Protozoen (Schaudinn 1899, Joseph und Prowazek 1902, Veneziani 1904, Zuelzer 1905), an Eiern (Perthes 1904, O. Hertwig, P. Hertwig, G. Hertwig 1911) oder keimendem Pflanzensamen (Koernicke 1904, Jüngling 1920) ausgeführt worden. Um eine Verlangsamung oder Beschleunigung der Zellteilung auf möglichst schonende Weise experimentell zu erzeugen, sind die verschiedensten Wege eingeschlagen worden. Die der Natur am besten abgelauschte Art, Zellteilungen zu erzeugen, ist die von Haberlandt (1913—1920) angewandte. Er, der an bestimmte Zellteilungshormone glaubt, bringt noch nicht teilungsbereite Zellen mit diesen Hormonen zusammen und kann an diesen baldige Zellteilung beobachten. Einschneidender sind die Eingriffe, die von Spek (1920) mit Hilfe von hypo- und hypertonischen Lösungen der verschiedensten Salze versucht worden sind. Haberlandts Ausführungen gipfeln darin, daß von der Pflanze selbst produzierte Stoffe teilungsanregend wirken; Spek findet, daß die Teilung durch wasserentziehende und quellungsfördernde Mittel beschleunigt werden kann. Das von mir gebrauchte Agens, die Teilung experimentell zu beschleunigen, war die Bestrahlung mit Mesothorium, die in der, schon in meiner ersten Arbeit in den »Fortschritten auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen Bd. 28« (1921) beschriebenen Weise an *Paramaecium caudatum* unternommen wurde. Ich füge noch hinzu, daß, um vollständig gesicherte Resultate bei kleinster Bestrahlungsdauer zu erhalten, ich zu den jetzt geschilderten Schlußversuchen sogenannte »Schwestertiere« der Bestrahlung unterwarf. Unter »Schwestertieren« sind die Tiere *a* und *b* zu verstehen, die aus derselben zuletzt erfolgten Teilung hervorgingen,

also die gleiche Teilungstendenz haben, wenn sie unter den gleichen Außenbedingungen sich befanden, nur mit dem Unterschied, daß *a* bestrahlt war und *b* unbestrahlt blieb, die also die genauesten Ergebnisse liefern müßten.

In der früheren Mitteilung habe ich schon über die Resultate, die sich bei der Bestrahlung von *Paramaecium caudatum* bei Tieren ergaben, deren physiologischer Index gleich ist, berichtet. Es war aber auch unbedingt notwendig, die cytologischen Einzelheiten bei der beschleunigten Teilung zu studieren, um so vielleicht einen Anhalt zu bekommen, welche Zellbestandteile durch die Bestrahlung sich verändern und welche Rolle hierbei Kern und Plasma spielen.

Die älteren Arbeiten, wie die von Joseph und Prowazek, Zuelzer, litten an dem Mangel, daß die Physiologie des Versuchstieres nicht genau bekannt war. Neuere Arbeiten erklären die Lebenserscheinungen einer *Paramaecium*-Linie. Es ist bekannt, daß eine Einzellinie — d. h. ein von einem einzigen Tier fortgeführter *Paramaecium*-Stamm — sich nicht jeden Tag im allgemeinen gleich oft teilt, sondern daß die Teilungsgeschwindigkeit sich mit dem Durchlaufen einer achtwöchigen Periode ändert. Diese Periode kehrt rhythmisch wieder und hat einen Anstieg, eine mittlere, mehrere Wochen gleichbleibende Teilungsfrequenz und einen Abstieg. Man kann also in bezug auf die Individuenzahl einer *Paramaecium*-Massenkultur, die von einem Ausgangs-Tier stammt, verschiedene, rhythmisch wiederkehrende Stufen unterscheiden: 1. Die Periode des Anstieges von ungefähr zweiwöchiger Dauer, 2. den Hochstand, ungefähr vier Wochen, 3. den Abstieg, ungefähr zwei Wochen. Nach jeder durchlaufenen Periode geht in dem Einzeltier ein Reorganisationsvorgang vor sich. Diese Vorgänge sind ausführlich für *Paramaecium caudatum* von Erdmann und Woodruff (1916) beschrieben.

Während des Reorganisationsprozesses gehen viele Tiere zugrunde. Die überlebenden aber durchlaufen eine neue Periode und zeigen am Anfang des Anstieges eine erneute Teilungsfrequenz. Wenn man nun eine Massenkultur von einer reinen Linie anlegen will, so geschieht dies folgendermaßen: Man bestimmt die Daten des Reorganisationszustandes, und in der Periode des Anstieges nimmt man ein Tier aus einer Einzelkultur heraus und überführt es in die Nährlösung (Heuaufguß), die für jede Versuchsreihe dieselbe blieb. In der so angelegten Kultur vermehren sich die Paramäcien. Gewöhnlich kann man dieselbe Kultur von der zweiten bis zur sechsten Woche gebrauchen. Während der rhythmische Reorganisationsvorgang der Paramäcien in den bisher erschienenen Arbeiten nicht berücksichtigt worden ist, wurde nunmehr in der vorigen und in dieser Arbeit die Bestrahlung in direkter Verbindung mit den

genau bekannten Perioden der gleichmäßigen Teilungsfrequenz in Zusammenhang gebracht. Es war hierfür die Erwägung maßgebend, daß die Strahlenwirkung je nach dem physiologischen Zustande, in welchem sich die Zellen befinden, verschiedene Folgeerscheinungen zeigen würde. Dies hat sich bestätigt. Die frühere Versuchsanordnung (Markovits 1921) wurde beibehalten. Aus der Massenkultur wurden die Paramäcien mittels einer fein ausgezogenen Pipette auf einen hohlgeschliffenen Objektträger übertragen; täglich wurde ihnen frischer Heuaufguß zugeführt. Als Strahlenquelle diente ein Präparat, welches Mesothorium (Äquivalent 10 mg Radiumbromid) enthielt. Die Substanz ist in dem Träger auf ein Kupferblech von 0,1 mm Dicke, 4 qcm Fläche gleichmäßig ausgebreitet. Die α-Strahlen waren ausgeschaltet, zur Wirkung kamen nur die β-Strahlen und die γ-Strahlen. Während der Bestrahlung diente ein Glasbänkchen zur Unterstützung der Platte, die senkrecht über die Flüssigkeit mit Paramäcien gelegt war. Die Entfernung war stets dieselbe, die Dosis also nur abhängig von der Zeit.

Es bestätigte sich auch in der Periode von September/Oktober im Hochstand — wie es schon in der ersten Arbeit (Juni/Juli) ausgeführt wurde —, daß die Vermehrung der bestrahlten Individuen beschleunigt wurde. Diese Beschleunigung der Teilung zeigt sich meist noch nicht 24 Stunden nach der Bestrahlung, sondern erst 48 Stunden später.

Dei dem zu Kurve I gehörigen Versuch wurde ein Tier einmal im Hochstand 60 Minuten bestrahlt. Die Versuchstiere zeigen eine schnellere Vermehrung als die Kontrolltiere.

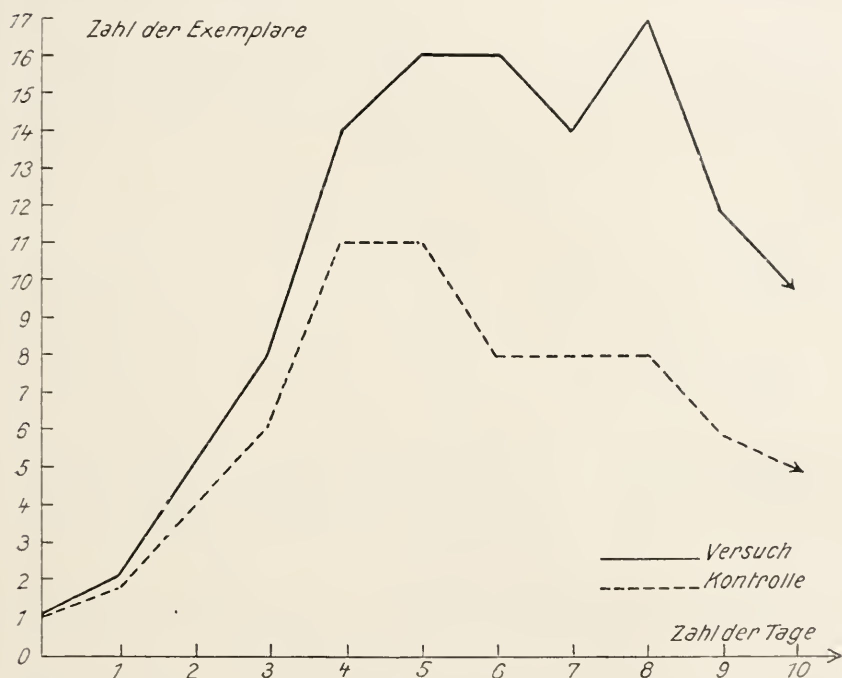
Diese Versuche wurden mit »Schwestertieren« wiederholt, die nach jeder Teilung isoliert und in neue Nährflüssigkeit gebracht wurden. Kurve II zeigt einen Versuch, in dem Schwestertiere 60 Minuten lang bestrahlt waren. Ein Tier wurde auf einen Objekträger im Hochstand übertragen, am nächsten Tage war es schon geteilt. Eines dieser Tiere wurde einer Bestrahlung unterworfen, das andere als Kontrolltier den gleichen Außenbedingungen unterworfen wie das bestrahlte Tier. Es zeigte sich die erste beschleunigte Teilung des bestrahlten Paramäciums nach 24 Stunden.

Bei dem der Kurve III zugrunde liegenden Versuche wurde das eine der Schwestertiere sofort nach der Teilung 60 Minuten lang bestrahlt. Wir sehen, daß die beschleunigte Teilung nicht so früh, also nach 24 bis 48 Stunden einsetzt, wie in der Mehrzahl der Versuche.

Ein absolut nicht zur Teilung bereites Tier wurde bestrahlt. In der Periode zwischen zwei Teilungen bildet sich die sogenannte »Teilungsbereitschaft« aus. Dieses Tier hat also die volle Periode zu durchlaufen,

in der die teilungserregenden »Hormone« aktiviert werden, und eine Periode, in der die Radiumwirkung sich sichtbar machen konnte. Daher stammte wohl die etwas spät, am dritten Tage sich zeigende Wirkung der Bestrahlung.

Während zur Zeit der größten Vitalität (also beim Hochstand des Rhythmus) die tödliche Dosis ungefähr 8—10 Stunden ununterbrochener Bestrahlungsdauer betrug, trat bei An- und Abstieg der Teilungskurve



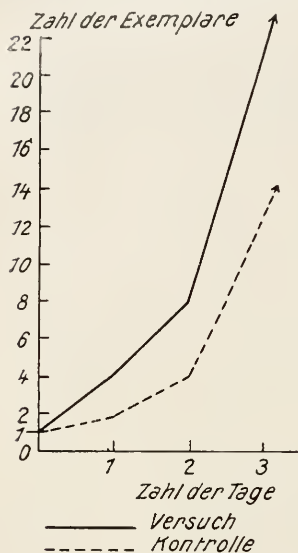
Kurve I.
Paramaecium caudatum bestrahlt 60 Minuten im Hochstand, ohne Wechsel der Nährflüssigkeit und Isolation der Teilungsprodukte.

der Tod nach kürzerer Bestrahlungszeit ein. Oftmals waren die Tiere sogar schon nach 30—50 Minuten Bestrahlungsdauer tot. Jedoch waren die zur Abtötung erforderlichen Bestrahlungszeiten nur während des Hochstandes konstant, während sie bei An- und Abstieg in weiten Grenzen variieren.

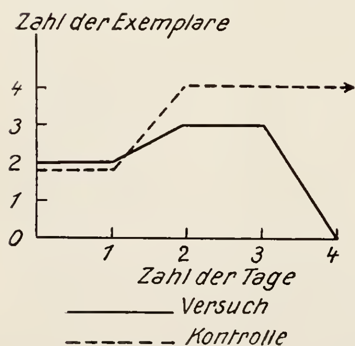
Wurden Tiere bestrahlt, die sich dem Tiefstand näherten, so zeigten sie nach Bestrahlung von 30 Minuten Dauer folgendes, durch die Kurve IV ausgedrücktes Bild.

Schon nach 4 Tagen starben die bestrahlten Tiere, während die Kontrollen sich noch bis zu dem Reorganisationsprozeß im Tiefstand

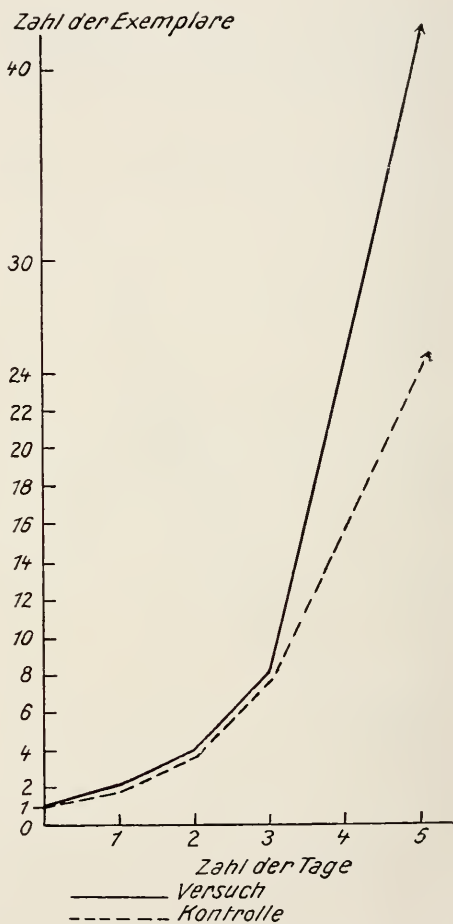
vermehrten. Dieser ist, wie ERDMANN und WOODRUFF für *Paramaecium caudatum* gezeigt haben (vgl. 1916, S. 69, 70) eine Zeit der schwächsten Vitalität. Oft kann die normale *Paramaecium*-Zelle diese Umordnung



Kurve II.



Kurve IV.



Kurve III.

Kurve II. (Schwestertier 60 Minuten bestrahlt.) Ein Tag vor der Bestrahlung ein Tier isoliert, am nächsten Morgen geteilt gefunden. Also zwischen Teilung und Bestrahlung ein größeres Zeitintervall.

Kurve III. (Schwestertier 60 Minuten bestrahlt.) Sofort nach der Teilung isoliert und das eine Paramaecium bestrahlt.

Kurve IV. Paramaecium caudatum bestrahlt 60 Minuten im annähernden Tiefstand.

nicht überstehen und stirbt während des Vorganges. Noch viel weniger kann sie aber gerade in dieser Zeit die Bestrahlung vertragen. Viele Tiere starben während oder kurz nach der Bestrahlung. Dies stützt die von ERDMANN und WOODRUFF früher geäußerte Ansicht, daß der Meta-

bolismus des Tieres im Tiefstand sich von dem im Hochstand unterscheidet.

Was geht nun sichtbar in der Zelle sofort nach der Bestrahlung vor sich? Haben die Tiere im Hochstand kleinere Dosen als die tägliche erhalten und sind nach der Bestrahlung sofort getötet und gefärbt worden, so erkennt man folgende Veränderungen, nachdem die Paramäcien mit Sublimat-Alkohol konserviert, mit Hämatoxylin gefärbt, mit 1%igem Salzsäurealkohol differenziert, in 60,- 70-, 96- und 100%igem Alkohol entwässert und in Zedernöl eingebettet worden waren.

Der Macronucleus ist zertrümmert, liegt in mehreren, größeren und kleineren Brocken im Körper oder an beiden Plasmaenden, oder umgibt den Micronucleus. Der Micronucleus ist nach kleineren Dosen nicht

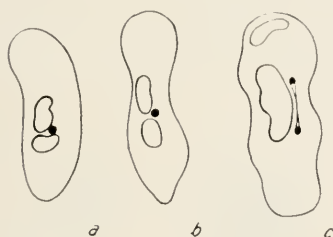


Fig. I.
Paramaecium caudatum bestrahlt im Hochstand, getötet und gefärbt: a) 15 Minuten (V. 21. 10. 20), b) 60 Minuten (V. 21. 10. 20), c) 20 Stunden (Z. 22. 10. 20) nach der Bestrahlung.

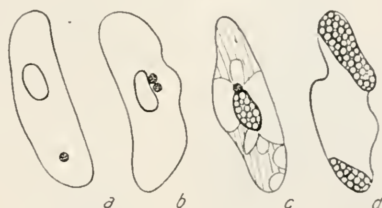


Fig. II.
Paramaecium bestrahlt im herannahenden Tiefstand a) 25 Minuten (C. 30. 9. 20), b) 30 Minuten (F. 7. 10. 20). c) 60 Minuten (G. 9. 10. 20), d) 120 Minuten (L. 12. 10. 20) sofort nach der Bestrahlung getötet und gefärbt. d) war nach der Bestrahlung tot.

sichtbarlich geschädigt. Im Plasma dagegen sieht man auch schon nach kleinen Dosen Veränderungen. Der Zellinhalt ist auf manchen Stellen zusammengedrängt, und es entstehen dementsprechend in der Pellicula Hohlräume. Oft sieht man, daß sich das Plasma an den Polen gesammelt hat. In der Pellicula liegt nur eine ganz dünne, schwach gefärbte Plasmaschicht mit dem veränderten Macronucleus und dem unveränderten Micronucleus.

Sind die Tiere 5, 10 oder 15 Minuten nach der Bestrahlung getötet, so ist das Plasma vacuolisiert, der Macronucleus in zwei oder mehrere Teile geteilt und der Micronucleus unverändert geblieben.

Wenn die Tiere 60—120 Minuten nach der Bestrahlung getötet waren, so ist der Macronucleus in zwei große Stücke zerfallen, und der Micronucleus ist gestreckt.

Nach 24 Stunden sieht man die Micronucleiteilung vollendet. Die beiden Teile des Macronucleus haben sich voneinander entfernt, die beiden

Micronuclei ordnen sich in die Einbuchtung des Macronucleus. Das Plasma zeigt schon oft die der Teilung des Tieres vorangehende Einschnürung.

Für die Bestrahlungszeit von 20—30 Minuten zeigt Textfig. I diese Veränderung für Tiere, die sich im Hochstand befanden und je 15 Minuten, 60 Minuten und 20 Stunden nach der Bestrahlung getötet waren. Feinere Einzelheiten geben die Zeichnungen *A* und *B*.

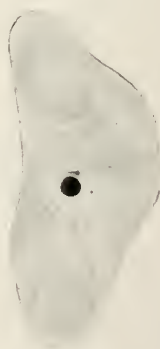
Beide Tiere waren im Hochstand 60 Minuten bestrahlt; das eine sofort, das andre 20 Minuten nach der Bestrahlung getötet. Tier *A* (C. 29. 10. 20) zeigt das Ausströmen des Chromatins an die Pole, die Veränderung der Form und das Abheben des Plasmas von der Pellicula. Tier *B* (D. 18. 10. 20) zeigt die auffallende Verkleinerung nach erfolgter Bestrahlung, die durch die Verdichtung des Plasmas, also durch Wasserentziehung bedingt sein muß.

Sind die Paramäcien beim Beginn der Bestrahlung kurz vor der Teilung, so zeigen sich die beschriebenen Veränderungen schon nach einer Bestrahlungszeit von 20 Minuten. Beobachtet man die neu geteilten Tiere, die sich aus dem bestrahlten Tier gebildet haben, so ist nach Färbung äußerlich keine Veränderung an den Tieren bemerkbar. Es fällt nur auf, daß das Tier kleiner als normal ist. Ähnlich verlaufen die Vorgänge bei Tieren, die sich im herannahenden Tiefstand befanden, 25, 30, 60, 120 Minuten bestrahlt und nach der Bestrahlung sofort getötet waren (Textfig. II, S. 6).


Fig. *A*.


Fig. *B*.


Fig. *C*.


Fig. *D*.

Hier hatten aber stets die Micronuclei, soweit sie darstellbar waren, den Platz in der Einbuchtung des Macronucleus verlassen. Das dritte Tier zeigt schon die Veränderung im Plasma, das vierte die vollständige

Zertrümmerung und das Abfließen des Chromatins an die Pole. Der Micronucleus ist hier teilungsbereiter als der Macronucleus. Dies entspricht auch den Beobachtungen bei dem normalen Reorganisationsprozeß oder der Endomixis.

Bestrahlen wir nun aber Tiere im Tiefstand, Zeichnung *C* und *D*, so zeigen die beiden Zeichnungen die uns aus der normalen Endomixis bekannten Phänomene. Zeichnung *C* (G. 9. 10. 20) nach der Bestrahlung entspricht dem auf Taf. III, Bild 89 bei Erdmann und Woodruff (1916) wiedergegebenen Tier, nur mit dem Unterschied, daß die Teilung und das Ausstoßen von Chromatinkörnern gleichzeitig anfangen. Dauert die Bestrahlung länger, so ergibt sich folgendes Bild: (Zeichnung *D*) (J. 7. 10. 20). Die Zelle hat nur einen zerstörten Micronucleus. Vergleichen wir das bestrahlte mit dem normalen Tier in dem gleichen physiologischen Zustande, so finden wir bei Taf. V, Fig. 93, bei Erdmann und Woodruff, daß die Zelle einen großen Micronucleus und kleine Trümmer des Macronucleus enthält; die Reorganisationsvorgänge setzen sich also während der Bestrahlung fort. Hier ist fast alles Chromatin des Macronucleus vernichtet, nur ein undefinierbarer Chromatinrest bleibt zurück. Das Tier starb während der Bestrahlung in der Endomixis.

Fassen wir die Ergebnisse der cytologischen Betrachtungen zusammen, so bewirkt sowohl im Hochstand wie auch im Tiefstand die Bestrahlung mit im allgemeinen nicht tödlichen Dosen folgende Veränderungen:

1. Der Macronucleus ist zerfallen, und zwar kann dies auf verschiedene Weise vor sich gehen. Entweder ist der Macronucleus glatt, ohne das bei der normalen Teilung entstehende Mittelglied, in Stücke zerfallen, oder das Chromatin strömt fadenartig nach beiden Polen der Zelle. Auch findet in diesem an Größe reduzierten Macronucleus sehr oft die Bildung sogenannter wurstförmiger Schlingen statt, die Hertwig schon 1889, als er zuerst die Conjugation der Paramäcien schilderte, beschrieben hat. Die Form der wurstförmigen Schlingen ist aber nicht so deutlich ausgeprägt, wie es bei der normalen Conjugation der Fall ist. Es finden sich im Macronucleus Stellen, an denen sich das Chromatin verdünnt oder verdichtet hat, und so entstehen eigenartige Strukturen. Nie findet man in solchen Tieren eine Verbindung der beiden Macronucleusstücke, die ja sonst bei der normalen Teilung die beiden Teile des Macronucleus verbinden und sanduhrförmig in der Mitte verdünnt sind, so daß an der Bruchstelle bei der schließlich erfolgten Teilung nur ein dünner Faden zerrissen zu werden braucht.

2. Der Micronucleus ist nach der Bestrahlung nicht geteilt. Es muß also während der Bestrahlung die Zerstörung des Macronucleus derjenigen des Micronucleus vorangehen.

3. Das Plasma war stets verdichtet und von der Pellicula abgehoben.

4. Die Tiere, die aus den bestrahlten Tieren entstanden, waren deutlich kleiner.

Ließ man die bestrahlten Tiere sich weiter entwickeln, so fand, wie schon erwähnt, eine Beschleunigung der Teilungsrate nicht sofort statt. Wir beobachteten Tiere, die sich 24 Stunden nach der Bestrahlung noch nicht geteilt hatten, während die zweite Teilung dann schon nach 18 Stunden auftrat. Die gebrauchte Linie von Paramäcien teilte sich im allgemeinen innerhalb 24 Stunden bei Zimmertemperatur und im Heuaufguß. Die beigegebenen Kurven lassen dies auch ganz deutlich erkennen. Wir müssen also annehmen, daß durch die Bestrahlung die »Teilungsenzyme« oder »Teilungshormone«, wie wir sie auch nennen wollen, zu einer beschleunigten Arbeit angereizt worden sind. Ihre Tätigkeit erstreckt sich auf die schnelle Durchschnürung des Macronucleus und die etwas langsamer folgende des Micronucleus. Das Plasma wird nicht aktiviert zur Teilung, im Gegenteil, langsam erst, nachdem die Bestrahlung aufgehört hat, gleichen sich die Differenzen zwischen dem zur Teilung so schnell geschrittenen Kernapparat und dem noch nicht zur Teilung bereiten Plasmabestandteil der Zelle aus, und es kommt so zu einer, gemessen an der normalen, verspäteten Zellteilung.

Es fehlt aber eine Erklärung, wieso die zweite Teilung bei fast allen Versuchen nach der Bestrahlung so außerordentlich beschleunigt auftritt. Folgende scheint mir möglich: es muß noch eine Nachwirkung der Bestrahlung auf den Kernapparat bestehen. Diese Nachwirkung, die die Teilung des Kernapparates beschleunigt, eilt aber nicht so der Teilungsbereitschaft voran, wie bei der ersten Teilung. Infolgedessen kann das Tier sich verhältnismäßig schneller teilen und behält auch diese induzierten schnelleren Teilungsraten für eine Reihe von Teilungen bei, wie schon in der früheren Arbeit ausführlich gezeigt ist. Also bei einem kurz bestrahlten Tier wird durch die Wirkung der Strahlen eine Beschleunigung der Teilung des Kernapparates erreicht, der zuerst noch in einer solchen Diskrepanz mit der Teilungsbereitschaft der Zelle selbst steht, daß eine verlangsamte Teilung eintritt. In den folgenden Teilungen hat sich der physiologische Zustand von Kernapparat mit Plasmaapparat ausgeglichen, und es entsteht eine Reihe von beschleunigten Teilungen.

Die hier geschilderten Deutungen stimmen in gewissem Sinne mit den Ergebnissen von P. Hertwig, G. Hertwig und Haberlandt über-

ein. Daß die Teilung nicht sofort nach der Bestrahlung eintritt, wäre nach P. Hertwig und G. Hertwig so erklärlich, daß die Einwirkung des geschädigten Chromatins längere Zeit auf die Zellteilung latent bleiben kann und die Zellteilung erst nach der Erholung und Neuordnung des Micronucleus, Macronucleus und Plasmas eintritt. Die sofortige beschleunigte Teilung des Kernapparates nach der Bestrahlung ist folgenderweise zu deuten: Die Zelle wird durch die Bestrahlung verkleinert. Es entsteht eine relative Konzentrationszunahme der Zellsäfte, die nach Haberlandt als Reiz teilungsauslösend wirkt und hier zuerst den Kernapparat, besonders den Macronucleus, zur Teilung, besser »zum Zerbrechen« anregt.

Literaturverzeichnis.

1. Erdmann, und Woodruff. The periodic reorganisation process in Paramaecium caudatum. The Journal of Exper. Zoology. Vol. XX. Nr. 2. Februar 1916.
2. Haberlandt. Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzber. d. Kgl. Preuß. Akademie d. Wiss. XII. XLVI. 1914.
3. Hertwig, G. Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat. Abt. II. H. 2. Seite 165. 1911.
4. Hertwig. P. Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren der Eier von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVII. Abt. II. Heft 3. S. 301. 1911.
5. Hertwig, R. Über die Conjugation der Infusorien. Abt. d. Kgl. Bayr. Akademie d. Wiss., Kl. II. Bd. XVII. 1889.
6. Hertwig. O. Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Arch. f. mikr. Anat. Abt. II. Heft 1 und 2. S. 1, 97. 1911.
7. Hertwig, G. Radiumwirkung in der Biologie. Strahlentherapie. Bd. XI. Heft II. 1920.
8. Joseph und Prowazek. Versuche über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf einige Organismen, besonders auf deren Plasmatätigkeit. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. I. 1902.
9. Jüngling. Die praktische Verwendbarkeit der Wurzelreaktion von Vicia faba equina zur Bestimmung der biologischen Wertigkeit der Röntgenstrahlen. Münch. med. Wochenschr. Nr. 40. S. 1141. 1920.
10. Koernicke. Die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Keimung und das Wachstum der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXII. S. 155. 1904.
11. Perthes. Versuche über den Einfluß der Röntgenstrahlen und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. Deutsche med. Wochenschr. Bd. XXX. S. 632, 668. 1904.
12. Schaudinn. Über den Einfluß der Röntgenstahlen auf Protozoen. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. LXXVII. 1899.

13. Spek. Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung. Biol. Zentralbl. Bd. XXXIX. S. 23. 1920.

14. Veneziani. Über die physiologische Einwirkung des Radiums auf die *Opalina ranarum*. Zentralbl. f. Physiologie. Bd. XVIII. S. 130. 1904.

15. Woodruff and Erdmann. A normal periodic reorganisation process without cell-fusion in Paramaecium. The Journal of Exp. Zoology. Vol. XVII. No. 4. November 1914.

16. Zuelzer. Über die Einwirkung der Radiumstrahlen auf Protozoen. Arch. f. Protistenkunde. Bd. V. Heft 3. S. 348. 1905.

Contributo alla conoscenza della spermatogenesi dei Rabdocelidi.

Del

Dr. Luigi Cognetti de Martiis.

R. Istituto di Anat. e Fisiol. Comparate. Torino, Palazzo Carignano.

Tavole XV—XVII.

I. Introduzione.

Ho potuto disporre pel presente lavoro di un buon numero di esemplari viventi di un Rabdocelide della fam. Dalyelliidae, *Phoenocora jucunda* Cogn., rinvenuti in una vasca del R. Orto Botanico di Torino. Parte di quegli esemplari, accuratamente fissati, mi hanno servito per lo studio istologico e citologico dell' interessante specie, concedendomi di contribuire con una monografia (1915) a chiarire varî punti più o meno scuri della struttura dei Rabdocelidi. In quella monografia ho riferito alcuni dati sommari relativi alla spermatogenesi[1]) rimandandone ad altra occasione lo studio completo per farne oggetto di speciale lavoro.

II. Letteratura.

La spermatogenesi dei Rabdocelidi, malgrado ricerche di A. Schneider (1873, 1883), Hallez (1879), Graff (1882), Jensen (1883), Böhmig (1890), Zacharias (1891), Luther (1904), era, fino a pochi anni or sono, assai scarsamente conosciuta, tanto che lo stesso Böhmig 1908 *a*, p. 2238), nella classica monografia di Graff (1904—'08) sui Turbellari ebbe a dichiarare una tale deficenza. Particolare menzione merita l'estesa memoria di Hallez (1909) sul *Paravortex cardii* per la descrizione, corredata di figure, di singoli elementi istologici dei testes, particolarmente di spermatociti in degenerazione, e della evoluzione degli spermatidi in spermî: tuttavia Hallez non potè fare uno studio approfondito della spermatogenesi (l. c. p. 470) a causa della minutezza degli elementi maschili e di alcune difficoltà di tecnica.

[1]) Loc. cit., p. 235, 236, 238, e tav. XII fig. 33.

Maggiore attenzione s'era rivolta alla forma degli spermî, che nei Rabdocelidi è assai varia, e al loro sviluppo dagli spermatidî[1]). Lo stesso Böhmig (1908 *b*) studiò minuziosamente la trasformazione dello spermatidio in spermio, e criticò i dati pubblicati l'anno precedente da Weygandt (1907) sul medesimo soggetto. von Hofsten (1909, p. 438—443) ha dato una minuziosa descrizione della struttura e dello sviluppo degli spermî di Otomesostoma. Infine qualche accenno alla forma e alle dimensioni degli spermî di Rabdocelidi si trova quà e là in lavori di indole tassonomica, come quelli di von Graff (1905, 1912), di von Hofsten (1911, p. 67), di Sekera (1912, p. 50—52) ecc.

Il primo lavoro in cui sia trattata essenzialmente e con criterî moderni la spermatogenesi di un Rabdocelide à quello pubblicato da Lepechkine (1910) col titolo suggestivo: »Su un nuovo rappresentante di vermi a quattro cromosomi (Vortex viridis[2]))«. Devo alla cortesia del Dr. Hermann von Voss l'aver potuto prendere diretta conoscenza di quel lavoro scritto in russo ma chiaramente riassunto in tedesco dallo stesso autore. Buone recensioni ne hanno dato Buchner (1910), Rauther (1911), e Goldsmith (1913).

In un lavoro di von Voss (1914, p. 183) si trova un breve accenno, corredato di due figure, alle cinesi digli spermatociti I. e II. di Mesostoma ehrenbergi onde porre in rilievo l'esistenza di un eterocromosoma in quegli elementi; l'A. promette uno studio più minuzioso della spermatogenesi. In altro punto del medesimo lavoro è descritta e figurata la metamorfosi che subisce lo spermio, penetrato nell' uovo, per formare il pronucleo maschile.

Dal canto mio ho potuto, in *Phoenocora jucunda*, seguire le varie tappe della spermatogenesi e ancora l'evoluzione dello spermatidio in spermio, se non in tutti i più minuti particolari, almeno in molti caratteri essenzialî; a due di questi ho già fatto accenno nel mio lavoro sopra citato (1915, p. 236), e cioè: il numero aploide dei cromosomi uguale a sei, e la mancanza di formazione di un citoforo. Nelle pagine che seguono riferisco le particolarità osservate, ponendole un seguito a confronto con quelle osservate da altri autori pure nei Rabdocelidi.

---

[1]) Vedansi: il paragrafo su questo soggetto nel trattato di Korschelt e Heider (1902, p. 442), l' estesa revisione fatta da Graff (1904—'08, p. 2231—2237, ubi liter.), e i lavori di Ballowitz (1907 *a*, *b*).

[2]) Sinon. di *Dalyellia viridis* (G. Shaw), cfr. von Graff (1913, p. 120). Il gen. *Phoenocora* fa parte della medesma fam. Dalyelliidae come tipo della trib. Phoenocorini.

III. Tecnica.

Svolsi le mie ricerche su preparati di sezioni in serie. I piccoli vermi (mm. 3—4,5) vennero fissati con vari metodi; per l'esame degli elementi maschili mi diedero i migliori risultati il formol picro-acetico di Bouin, il sublimato bollente, il sublimato nitrico-acetico di Gilson-Carazzi; usai pure la miscela cromo-osmio-acetica di Flemming (forte) e quella di bicromato potassico e acido acetico di Tellyesniczky. Colorai le sezioni, spesse 5 o 10 μ, con emallume, neutro o acidificato, oppure con ematossilina ferrica (Heidenhain), facendo seguire una colorazione di contrasto con eosina, o con scarlatto Biebrich, o con orange g. La colorazione con ematossilina ferrica di materiale fissato in Flemming mi permise l'esame del condrioma e di alcune altre particolarità citologiche non o mal riconoscibili con gli altri metodi sopra ricordati. I caratteri morfologici della cromatina mi si rivelarono singolarmente bene in sezioni tinte con emallume acido e in seguito trattato per pochi minuti con soluzione di allume potassico all' 1 : 100. Per attaccare le sezioni al copri- o al portaoggetti usai il metodo dell' acqua distillata[1]), per chiudere i preparati usai il balsamo del Canadà sciolto in xilolo.

IV. Osservazioni originali.

1. Forma e struttura dei testes. Riferisco dal mio lavoro (1915) già sopra citato la descrizione dei testes di *Phoenocora jucunda:* essi »sono situati presso i margini laterali del corpo, in vicinanza degli strati tegumentali, e s'estendono dall' altezza del poro genitale fino a poca distanza dall' estremità posteriore. Essi sono più vicini alla faccia dorsale del corpo che a quella ventrale[2]): nel terzo posteriore del corpo sono alquanto espansi verso la linea mediana dorsale. Ogni testis è formato da molti lobi, talora alquanto allungati, collegati a una porzione assile[3]): questa e quelli indistintamente contengono i varî elementi della serie spermatogenetica. La tunica propria dei testes è munita di nuclei simili a quelli ricordati per la tunica del germario, ma meno schiacciati, assai più radi, e un pò più grandi. Analoghi nuclei si ritrovano alla parete dei vasi deferenti, che è una continuazione della tunica propria dei testes« (p. 235, 236).

---

[1]) Per sezioni di esemplari fissati in miscela di Flemming preferii ricorrere alla albumina glicerinata.

[2]) Tra i testes e la faccia ventrale s' insinua il vitellario.

[3]) Longitudinale.

La forma dei testes di *Phoenocora jucunda* si avvicina allo schema figurato da Luther (1904, fig. 9 *D*, p. 87) per *Mesostoma ehrenbergi* (Focke) e riferito nelle monografie di von Graff (1904—'08, fig. 51 *D*, p. 2226; 1903, fig. 7 *D*, p. 7) e di Wilhelmi (1913, p. 80)[1]. Coll' espressione »tunica propria« non ho inteso indicare una membrana epiteliale, chè di questa non si può quì parlare: il limite fra le cellule della tunica è irriconoscibile, nè si può distinguere una linea di demarcazione fra il citoplasma di dette cellule e il reticulum mesenchimale[2]. I nuclei della tunica propria rassomigliano a quelli del reticulum nella struttura e nel dimensioni, ne differiscono nella forma, i primi essendo più allungati (lenticolari), ma tale differenza non è costante; la forma allungata si trova sopratutto nei nuclei della parete dei vasi deferenti. I due nuclei riprodotti nella fig. 1 appartengono al reticulum mesenchimale compreso fra i testes e la vicina epidermide della faccia dorsale: essi, al pari dei nuclei del mesenchima di altre regioni del corpo dell' animale, hanno forma ovoide, con diametro maggiore pari a circa 6 μ e diametro minore pari a circa 4 μ. I grani di cromatina hanno forma irregolare, e appaiono distribuiti uniformemente, lasciando però libero un vacuolo subcentrale del nucleo nel quale è contenuto il nucleolo. Se, come accade non di rado, il nucleo contiene due nucleoli, questi possono essere distribuiti in due vacuoli ovvero essere contenuti entrambi in un vacuolo solo. Il contrasto fra la cianofilia dei grani di cromatina e l'eritrofilia dei nucleoli è evidentissima sia nei nuclei del reticulum che in quelli della parete dei testes e dei vasi deferenti. Il nucleolo dei nuclei in parola è tondeggiante, dotato di struttura omogenea, privo di grani o vacuoli; misura μ 1 a 1,5 in spessore.

Per meglio chiarire la natura del lume dei testes, come pure la natura essenzialmente mesenchimatosa della parete, va ricordato che i testes appaiono qua è là attraversati in tutto il loro spessore (dorso-ventrale) da colonnette o nastri di reticulum, per solito anucleati, più o meno sottili, nei quali scorrono una o poche fibrille muscolari. Queste appartengono al sistema muscolare dorso-ventrale, e sovente attraversano l'alto epitelio

---

[1]) Cfr. anche lo schema dato da von Graff (1913, fig. 236, p. 264): si tenga presente tuttavia la posizione alquanto più anteriore dell' apertura boccale e del poro genitale in *Phoenocora jucunda*, come risulta dalle fig. 1—3 e 25 della tav. XI unita al mio lavoro (1915).

[2]) La presenza di tunica propria attorno ai testes è ammessa per i Rabdocelidi in generale da Wilhelmi (1913, p. 80) in accordo con quanto è espresso nella monografia di von Graff (1904—'08, p. 2230). Luther (1904, p. 90) la descrisse per gli Eumesostomini (= Typhloplanidae, cfr. von Graff 1913, p. 202) come una membrana sottile »im Leben glashellen, die kleine platte Kerne besitzt«.

intestinale interponendosi alle sue cellule (fibre diaendodermiche[1])). V' è ragione di credere che ciascun testis abbia un lume di natura schizogenetica dovuto al moltiplicarsi delle cellule della serie germinale, le quali, accompagnate da un liquido, colmano il lume stesso. Mancano speciali elementi nutritori o di sostegno delle cellule germinali. Il pabulum per queste è fornito dal liquido sopra ricordato, e, indirettamente, da materiale citologico in degenerazione[2]).

In *Phoenocora* le cellule progerminali (gonociti) sono probabilmente raggruppate, durante lo sviluppo embrionale, a formare due masse allungate — gli abbozzi dei testes — disposte ai fianchi dell' intestino, nel senso dell' asse antero-posteriore dell' animale[3]). Aumentanto il volume del corpo è da supporre che le cellule progerminali di ciascun abbozzo testicolare vengano spartite in gruppi, e in parte isolate l'una dall' altra per l'interporsi di elementi mesenchimatosi destinati a formare il reticulum: i testes giovanili penso siano formati ciascuno da gonociti e gruppi di gonociti sparsi nel reticulum ma fra loro ravvicinati. Il sopraggiungere della maturità sessuale e il moltiplicarsi dei gonociti condurrà ad un aumento in numero e in dimensione dei gruppi di detti elementi: stabilitosi il contatto fra gruppi vicini ne risulterà lo schema definitivo dei testes. A spese di gonociti ancora isolati nel reticulum attiguo ai testes origineranno ulteriormente altri gruppi di gonociti destinati a collegarsi con la parte assile del testis dello stesso lato. Si comprende in tal modo l'aspetto lobato dei testes che si accentua col completarsi della spermatogenesi[4]) Ho trovato gonociti isolati nel reticulum peritesticolare anche in esemplari sessualmente maturi che avevano raggiunto le dimensioni massime: ai detti elementi, cui meglio spetta quì il nome di archispermiociti, molti altri ne corrispondono, di aspetto affatto uguale, già compresi nella massa lobulata dei testes. Nel reticulum situato fra i testes e gli strati tegumentali si incontrano spesso i corpi cellulari dei mioblasti della parete del corpo: essi, presentando contorno ovoide, possono rassomigliare alquanto agli archigonociti cui si avvicinano per dimensioni, ma ne differiscono per la presenza di un peduncolo che li collega alla fibra muscolare.

---

[1]) Vedansi la descrizione e le figure nel mio lavoro già citato (1915).

[2]) Vedasi più avanti a proposito della evoluzione degli spermatidî in spermî.

[3]) Disposizione analoga venne osservata da Bresslau (1904) in embrioni di *Mesostoma*, e da Hallez (1908, p. 525, 531) in embrioni di *Paravortex*.

[4]) Pai rapporti di posizione dei testes col vitellario si consulti il mio lavoro già citato (1915, p. 232): aggiungo quì che nel tratto medio dell' animale si possono trovare elementi del vitellario interposti ai testes e alle pareti latero-dorsali del corpo.

2. Archispermiociti[1]). Sono questi gli elementi più grossi della serie spermatogenetica, ma sono, negli esemplari adulti, assai meno frequenti degli altri. La loro forma è molte volte subovoide (fig. 2), più spesso la periferia appare sollevata in pochi lobi a larga base i quali, se accentuati, determinano un contorno alquanto diverso da quello di una figura ellittica (fig. 3, 4). Durante la divisione mitotica, particolarmente verso la fine della profase, gli archispermiociti assumono forma sferoidale. Il massimo diametro si nota per lo più in quelli isolati e si aggira fra i 12 e i 15 μ.

Il citoplasma forma attorno al nucleo uno strato irregolare che non oltrepassa i 3—4 μ in spessore: l'estensione di un diametro qualsiasi delle cellule in parola è occupata per la maggior parte dal nucleo. Questo si presenta per lo più di forma ovoide (fig. 2, 5, 6), con diametro massimo di circa 10 μ, ma non mancano esempi di alterazione più o meno pronunciata di detta forma (fig. 3, 4). La deformazione del nucleo rispecchia, entro certi limiti, la deformazione del corpo cellulare: ciò mi è risultato dall' esame di buon numero di archispermiociti, e appare evidente nelle fig. 2, 3, 4. Non sono alieno dall' ammettere un leggero movimento ameboide negli archispermiociti.

La fissazione osmica mi ha permesso di riconoscere nel citoplasma di queste cellule la presenza di buon numero di granulazioni di forma irregolare, spesse al più 1 μ, che trattengono l'ematossilina ferrica Heidenhain: si tratta probabilmente di condrioma[2]). La struttura del citoplasma mi è apparsa subomogenea.

La membrana nucleare è sottile e mal riconoscibile durante la fase di riposo. In questa fase la cromatina si presenta suddivisa in granulazioni di forma irregolare, spesse meno di 1 μ, disposte specialmente nelle regioni periferiche del nucleo. Non mi è riuscito di scorgere un reticolo di linina[3]), nè si può rintracciare un raggruppamento dei grani cromatinici che suggerisca l'idea della persistenza dei cromosomi. Nel nucleo sono di regola riconoscibili una o due cavità più o meno ampie, prive di grani

[1]) Pel significato di questo termine rimando al chiaro schema della spermatogenesi riferito da Poll (1908, p. 131; 1910, p. 41): non ho tuttavia seguito interamente la nomenclatura usata in quello schema. Cfr. fra altro anche la monografia di Schmaltz (1911, p. 497) corredata di molte indicazioni bibliografiche. Altri autori che si sono occupati della spermatogenesi dei Rabdocelidi hanno chiamato gli archispermiociti: spermatogonî, Hodenzellen, cellules spermatogènes primordiales, Stammsamenzellen (cfr. von Graff 1904—'08, p. 2239).

[2]) A questo materiale non accenno che incidentalmente in questo lavoro non avendo allestito preparati con colorazioni elettive.

[3]) Analoga circostanza è ricordata da Schleip (1907, p. 136) per *Planaria*.

cromatinici; il nucleolo è situato in dette cavità, se vi sono due nucleoli essi sono spesso distribuiti uno per cavità (fig. 2—5). I grani di cromatina trattengono fortemente l'emallume Mayer e la ematossilina ferrica Heidenhain, i nucleoli trattengono i coloranti plasmatici, particolarmente l'eosina. Le cavità nucleari sopra accennate sono verosimilmente colmate da succo nucleare. La forma dei nucleoli è di solito tondeggiante, il loro diametro raggiunge qualche volta i 3μ, ma più spesso è minore, specialmente quando i nucleoli sono due in un medesimo nucleo. M' è occorso di vedere qualche nucleolo di forma allungata ma in nessun caso ho potuto trarre la dimostrazione di una scissione nucleolare, mentre è presumibile ch' essa si compia. I nucleoli hanno struttura affatto omogenea, nè mostrano vacuoli allo interno.

Gli archispermiociti, almeno quelli di dimensione maggiore, appaiono nel testes isolati o associati a cellule simili in piccoli gruppi: circa 5—8 o meno. I gruppi possono trovarsi sia alla periferia dei testes che profondamente: gli archispermiociti di uno stesso gruppo sono verosimilmente derivati per poche divisioni successive da un' unica cellula, e mostrano, almeno in parte, dimensioni — anche nel nucleo — un pò minori di quelle sopra ricordate (fig. 4, a destra). Il citoplasma forma pur sempre un invoglio più o meno sottile attorno al nucleo, ma nelle regioni di reciproca pressione si riduce assai fino a lasciar supporre che i nuclei siano a contatto, ricavandosi tutta la parvenza di un sincizio.

Non ho trovato stadî che dimostrino con certezza una divisione amitotica degli archispermiociti: condizioni simili a quella riprodotta nella fig. 3, anche con qualche accenno a strozzatura nucleare, mi si presentarono quà e là nei preparati, ma non mi parvero abbastanza probative al riguardo. Ho potuto invece seguire fasi successive della divisione mitotica.

A spese dei grani di cromatina e in seguito al loro coordinamento si organizza uno spirema ad anse disposte in prevalenza in vicinanza della membrana nucleare o contro questa, la quale appare ora assai meglio riconoscibile che nei nuclei in riposo (fig. 6). Lo spirema è dapprima abbozzato dall' allineamento dei grani in brevi tratti discontinui e a margini denticolati. Le anse sono numerose, irregolari, nè permettono di ravvisare un andamento davvero spiralato nel filo cromatinico. Questo misura circa μ 0,3 in spessore se esaminato in archispermiociti isolati: lo spessore è un po' maggiore se trattasi di archispermiociti minori uniti in gruppo (fig. 4 a destra). I caratteri del nucleolo o dei nucleoli rimangono ancora come nella fase precedente: attorno ad essi si ripete l'ampio spazio limpido e incoloro, non attraversato dallo spirema.

I cromosomi derivati per frammentazione dello spirema hanno contorno liscio o quasi e appaiono sensibilmente più spessi del filamento spirematico ancora intero; d' altra parte un confronto sommario, anche soltanto ad occhio, dello sviluppo lineare di uno spirema con lo sviluppo lineare dell' insieme dei cromosomi alla fine della profase permette di riconoscere facilmente una differenza a vantaggio dello spirema. I cromosomi stessi, dopo che si sono isolati l'uno dall' altro, subiscono un accorciamento aumentando ancora un po' in spessore. Ciò risulta evidente dal confronto delle due fig. 7 e 8 che rappresentano due momenti successivi della profase: i cromosomi della fig. 8 raggiungono in buona parte lo spessore di μ 0,6 che viene anche oltrepassato dall' estremità di alcuni di essi foggiata a clava. La lunghezza dei cromosomi di una medesima cellula non è uguale[1]): pur tralasciando di considerare i cromosomi che si presentano di scorcio ciò si deduce chiaramente dall' esame di quelli che si possono afferrare per intero collo sguardo in un medesimo piano focale. La fig. 9 rappresenta una placca equatoriale vista quasi di fronte e simile a quella riprodotta di lato nella fig. 8; anche in essa è evidente l'ineguaglianza dei cromosomi[2]).

Il nucleolo, nettamente eosinofilo, si trova ancora accanto ai cromosomi fin quasi all' ordinamento della placca equatoriale (fig. 7). I filamenti del fuso sono scarsi e ben distinti; ai due poli è poco evidente il centriolo.

La fine della profase si presta pel conteggio dei cromosomi: ne contai più volte da 9 a 12, ma ho motivo di credere che i numeri inferiori al 12 conseguano a inadeguata disposizione dei cromosomi, ben spesso parzialmente sovrapposti in modo che riesce difficile per qualcuno di essi scorgere entrambe le estremità.

Le figure mitotiche di archispermiociti che mi fu dato d'osservare non sono molto numerose, particolarmente quelle corrispondenti al periodo mediano della mitosi. Così in pochi casi soltanto potei cogliere l'ordinamento dei due gruppi di cromosomi al termine della metafase. Quanto riproduce parzialmente la figura 10 si riferisce ad un archispermiocito sferico avente diametro di circa 9 μ[3]), e unito in gruppo con pochi altri. La figura da soltanto quattro coppie di cromosomi: ogni cromosoma figlio non ha la forma di ansa a rami di uguale lunghezza, ma piuttosto

---

[1]) Differente grandezza fra i cromosomi di uno stesso nucleo venne notato da Schleip (1907, p. 137) negli spermatogonî di *Planaria*.

[2]) Si consideri che anche qui i cromosomi sono in parte visti di scorcio e come tali riprodotti nella figura piana.

[3]) Quindi un po' più piccolo degli archispermiociti massimi e di solito isolati.

di un cilindro talora flesso ad uncino alla estremità polare. Tale forma si ritrova nella profase per buona parte dei cromosomi (fig. 7 a 9). Le estremità equatoriali dei cromosomi fratelli sono ancora a reciproco contatto o congiunte.

Osservai ripetutamente la condizione iniziale dell' anafase di archispermiociti sia massimi che minori. Essa è caratterizzata dall' addensamento dei cromosomi attorno agli angusti campi polari dai quali i cromosomi stessi irradiano inarcati quasi ad accompagnare la convessità del fuso, ricordando così la disposizione ch' essi avevano al termine della metafase (fig. 11). All' inizio dell' anafase è ancora riconoscibile il numero dei cromosomi ricavandolo, sia pure con approssimazione, dal numero delle punte irradianti da ciascun gruppo polare.

Durante la telofase i cromosomi perdono gradatamente l'aspetto di bastoncini cilindrici a contorno netto, ma si presentano dapprima sinuosi e provvisti di nodulosità (fig. 12). Infine, mentre si completa la plasmodieresi, il gruppo di cromosomi di ogni cellula figlia si risolve nella massa di grani cromatinici che appare poi distribuita nel nucleo durante la fase di riposo (fig. 13). Ripristinandosi quest' ultima fase si verifica la ricomparsa del nucleolo o dei nucleoli, di mole un po' minore, ma pure allogati nelle caratteristiche zone chiare. I grani di cromatina appaiono più distanziati fra loro che non alla fine della telofase: ciò proviene dallo intercalarsi fra di essi di succo nucleare, sicchè il volume del nucleo in fase di riposo supera un po' il volume della massa cromatinica granulare compatta della fine della telofase.

3. Spermatogonî. A differenza di altri autori che si sono occupati a studiare la spermatogenesi dei Rabdocelidi ho preferito distinguere con due termini differenti gli elementi sessuali maschili che appartengono al periodo di moltiplicazione, esclusi cioè gli spermatociti e loro derivati. Mentre ho chiamato acrhispermiociti le cellule iniziali della serie spermatogenetica, isolate o unite in piccoli gruppi, ho lasciato il nome spermatogonî alle cellule provenienti per moltiplicazione degli archispermiociti riuniti in gruppi. La distinzione non è assoluta. Gli spermatogoni generalmente si presentano nei testes in gruppi più numerosi che gli archispermiociti. Devesi tuttavia tener presente che gli elementi di un medesimo gruppo non sono fra loro collegati mediante un citoforo comune, sicchè essi possono venir scostati per effetto di movimenti del liquido intratesticolare rimescolato da contrazioni varie dell' animale. Invero accade spesso di trovare spermatogonî isolati o mescolati a gruppi di spermatidi o di prospermî. Non è possibile rilevare con esattezza il numero di spermatogoni appartenenti ad un gruppo derivato da un unico archispermiocito

iniziale, sia per le ragioni suddette, e ancora pel fatto che due o più gruppi possono trovarsi strettamente vicini in uno stesso lobulo testicolare.

La differenza fra archispermiociti e spermatogonî può ricercarsi più nelle dimensioni che in altri caratteri. Così ad es. la struttura del nucleo è simile nelle due sorta di elementi, ma i nuclei spermatogoniali, più piccoli e di forma più costantemente ovoide, possono dare l'impressione d'essere più ricchi di grani di cromatina; contengono essi pure un nucleolo tondeggiante eosinofilo (fig. 14). Anche gli spermatogonî sono provvisti di poco citoplasma.

Le figure mitotiche spermatogoniali sono, nei miei preparati, più frequenti di quelle degli archispermiociti [1]). Il coordinamento dei grani di cromatina (fig. 14 *a*) conduce alla formazione di uno spirema serrato, a cordoncino più spesso di quello degli archispermiociti maggiori (fig. 6), fra le cui sinuosità si scorge ancora il nucleolo (fig. 14*b*). Quest' ultimo in seguito scompare [2]), mentre lo spirema, fattosi più corto e più spesso si presenta lasso, e si espande pel corpo cellulare (fig. 15): la membrana nucleare non è più riconoscibile già quando a spese dei grani cromatinici s'inizia l'abbozzo dello spirema (fig. 14 *a*). I cromosomi derivati per frammentazione dello spirema sono lunghi da 4 a 8 μ, spessi circa μ 0,6 (fig. 16): la loro forma è dapprima ad ansa, ma in seguito essi appaiono come cilindretti un po' arcuati, a estremità arrotondata. Tale forma si conserva fino alla fine dell' anafase; si nota anche qui spesso un ingrossamento all' estremità dei cromosomi più vicina all' equatore del fuso (fig. 17).

Alla telofase (fig. 18) segue anche qui plasmodieresi completa: non si forma un citoforo nè si costituiscono delle morule spermatiche o spermatogemme quali vennero ricordate e figurate per vari Rabdocelidi [3]). Accade

---

[1]) Gli animali vennero fissati nei mesi di dicembre, gennaio e febbraio: in quel periodo il piccolo acquario che li conteneva era tenuto alla temperature di 15°—18° C. Alle piccole *Phoenocora* non mancava l' alimento, costituito dalla microfauna del l'acquario medesimo.

[2]) Non ho potuto accertarmi se sia costante la sua scomparsa più tardiva negli archispermiociti maggiori isolati o in piccoli gruppi (fig. 7).

[3]) Cfr. Korschelt e Heider (1902, p. 476, ubi liter.), von Graff (1904—08, p. 2240, ubi liter.). Riferisco dal mio lavoro (1915) sulla struttura della *Phoenocora:* »La non esistenza di citofori venne pure dimostrata pochi anni or sono in un altro rabdocelo (sta per Rabdocelide), *Plagiostomum girardi* (O. Schm.), da Weygandt (1907, p. 281 —287), contrariamente ai dati forniti in precedenza da Jensen (1883) e da Böhmig (1890). Tuttavia quest' ultimo autore, confutando in altro lavoro alcuni dei reperti di Weygandt pare sostenga ancora l' esistenza di un citoforo per la specie suddetta« (p. 236). E' noto tuttavia per varî Rabdocelidi che molto spesso singole cellule possono staccarsi da una spermatogemma, e che talora la spermatogemma si risolve nei suoi elementi (von Graff 1904—'08, p. 2240).

spesso di trovare mitosi spermatogoniali ravvicinate in piccoli gruppi: così nel punto dal quale ricavai la figura 18 si contano altri quattro spermatogoni in stadio simile.

Non credo si possa parlare di un numero determinato di divisioni cellulari successive fra la condizione di archispermiocito isolato e l'ultima divisione goniale[1]). Si può forse supporre, con larga approssimazione, che si compiano al più 5 o 6 divisioni per giungere da un archispermiocito primitivamente isolato a 32—64 cellule che assumono i caratteri di spermatociti I[2]): le prime tre divisioni darebbero i piccoli gruppi di archispermiociti sopra ricordati. Gli elementi riprodotti nelle fig. 14 a 18 sono molto probabilmente spermatogonî dell' ultima generazione[3]): le due cellule derivate per divisione di ognuno di essi diverrebbero quindi spermatociti I. Non è da escludere un leggero accrescimento degli spermatogonî fra due mitosi successive.

Le mitosi spermatogoniali ripetono su per giù caratteristiche simili a quelle offerte dagli archispermiociti, nè vi è d'altronde netta distinzione fra le due sorta di elementi. Dette mitosi non svolgono contemporaneamente le singole fasi in un gran numero di spermatogonî di un medesimo gruppo.

Il numero di cromosomi, 12, che sopra ho riferito come assai probabile negli archispermiociti può ritenersi si ritrovi negli spermatogonî [4]). Non pare che nella serie dei cromosomi di singole cellule se ne debba sempre distinguere alcuno caratterizzato da lunghezza maggiore.

Anche in cellule somatiche, ripetutamente trovate in mitosi, ho potuto contare fino a 12 cromosomi (fig. 19)[5]). Ritengo quindi molto

---

[1]) Ad analogo riserbo s' è attenuto ad es. anche SCHLEIP (1907) nel suo accurato studio della spermatogenesi di *Planaria*. Questo autore ha pure ammesso che: »ein Teil der sogenannten „Stammzellen" welche durch ihr Zusammentreten die erste Anlage eines Hodenfollikels bilden, scheinen unmittelbar zu Spermatocyten 1. Ordnung zu werden, ohne vorher eine oder mehrere Generationen von Spermatogonien zu liefern«. In *Phoenocora jucunda* non pare si compia une immediata triasformazione di grossi archispermiociti isolati in spermatociti I.

[2]) BÖHMIG (1890, p. 289) nel Plagiostomide *Monoophorum striatum* (GRAFF) ammette cinque divisioni spermatogoniali a partire da una Stammsamenzelle.

[3]) La cellula distinta con la lettera *a* nella fig. 14 misura 6—7 μ in diametro, il suo nucleo è spesso 5 μ, il suo nucleolo poco più di 1 μ.

[4]) Nelle fig. 16 e 17 è riprodotta soltanto una parte dei cromosomi.

[5]) L' accenno ad uguaglianza a due a due dei cromosomi che s' osserva nel caso qui figurato (cromos. 5 = cromos. 6, cr. 8 = cr. 9, cr. 11 = cr. 12) è fors e indice della esistenza di una doppia serie di cromosomi? Cfr. anche la placca spermatogoniale di fig. 9.

verosimile che 12 rappresenti il numero diploide per *Phoenocora jucunda* [1]). Non mi è stato possibile di riconoscere la costituzione dei cromosomi singoli come risultato dell' associarsi di un numero determinato di cariomeriti (v. sotto).

Quattro cromosomi si ritrovano, come numero non ridotto, in *Paravortex cardii* (Hallez) della famiglia Graffilidae: Hallez (1908 *a*; 1908 *b*, p. 490—494, 499, tav. 30) ha constatato l'esistenza di detto numero nella placca equatoriale delle cinesi dei blastomeri, nell' oocito di 2° ordine ha trovato 4 cromosomi (= 8 cariomeriti) sul fuso della seconda cinesi maturativa, mentre sul fuso della prima cinesi maturativa ha trovato 16 cariomeriti.

Patterson (1912) e Ball (1916), in altra specie del gen. *Paravortex*, *P. gemellipara* (Linton) (= *Graffila g.*), hanno trovato sul fuso otto cromosomi come numero non ridotto. In *Mesostoma ehrenbergi* (Focke) della famiglia Typhloplanidae von Voss (1914, p. 165, 189) ha trovato 10 cromosomi come numero normale facilmente riconoscibile nella placca equatoriale delle mitosi oogoniali e nelle mitosi somatiche embrionali. I dati forniti da von Voss si accordano con quanto Bresslau (1904, p. 225, 226) aveva precedentemente dimostrato studiando l'oogenesi e la segmentazione dell' uovo della medesima specie. Pure in questa specie erano stati osservati da Schneider (1883, p. 20) sette cromosomi nell' uovo in segmentazione, notando tuttavia l'incostanza di detto numero [2]).

4. Spermatociti I e prima cinesi di maturazione. Negli esemplari di *Phoenocora jucunda* che hanno servito per le mie ricerche sono di gran lunga più frequenti gli spermatociti, gli spermatidî, e gli spermî che non gli elementi descritti nelle pagine che precedono. Se varie incertezze spesso si presentano nel distinguere gli archispermiociti dagli spermatogonî rimane invece più agevole riconoscere gli spermatociti, sopratutto pel comportamento caratteristico della cromatina, che offre in certe fasi figure di singolare chiarezza e molto istruttive. I caratteri desunti dalla cromatina, unitamente al volume cellulare, consentono pure una sicura distinzione fra spermatociti I. e II.

Le dimensioni offerte dagli spermatociti I. nello stadio che più colpisce l'occhio dell' osservatore, cioè alla fine della profase, quando i cromosomi (gemini) hanno finito di ordinarsi sul fuso, si aggirano fra i 7 e i 12 μ. La

---

[1]) In un altro Rabdocelide, *Dalyellia viridis* (G. Shaw) (= *Vortex viridis* Graff), Lepechkine (1910) ha trovato negli spermatogonî 4 cromosomi, di cui due grossi e due piccoli. E' degno di nota il fatto che i generi *Dalyellia* e *Phoenocora* appartengono ad una medesima famiglia.

[2]) Per un quadro riassuntivo del numero dei cromosomi nei Rabdocelidi si consulti il recente lavoro di Harvey (1920, p. 36).

forma è ovoide[1]), o poliedrica per reciproca compressione con altri elementi: la prima forma si presenta sopratutto negli esemplari fissati con sublimato bollente. Uguali forme offrono gli spermatociti I. anche in stadi precedenti, ma in questi, pur facendo uso di fissazione con sublimato bollente, si trova meno frequente la forma ovoide. Le dimensioni sono di solito sensibilmente minori nel periodo in cui la cromatina è ancora risolta in grani non coordinati provenienti dai cromosomi dell' ultima divisione goniale (nucleo polveroso, fig. 20 *a*), sicchè durante la formazione dello spirema si compie un lieve accrescimento il quale interessa sia il citoplasma che la massa nucleare. Si consideri d'altronde la piccola mole di elementi quali quelli derivati per divisione di spermatogonî del tipo riprodotto nelle fig. 14 a 18 e sarà agevole comprendere che un accrescimento si compie forse già poco dopo (o durante) le telofase dell' ultima cinesi goniale. L'accrescimento sarà meno pronunciato quando si tratti di spmcitiI. provenienti da una divisione goniale meno lontana dalla condizione di archispermiocito. Comunque in gruppi di spmciti I., ben riconoscibili come tali, è palese un distanziamento fra nuclei di elementi vicini maggiore che nei gruppi di spermatogonî e anche di archispermiociti.

Nel citoplasma degli spmciti I. e nelle sue inclusioni non ho potuto riconoscere caratteristiche speciali[2]).

Nel nucleo, se pure esiste una cosidetta fase di riposo, essa dev' essere assai breve. Non mi è riuscito di riconoscere una membrana nucleare[3]), anche nei casi in cui la cromatina è tutta quanta suddivisa in minuti grani non serrati fra loro (fig. 20 *a*). Una simile condizione è forse poco discosta dalla telofase precedente ed è accompagnata dalla presenza di un nucleolo eosinofilo circoscritto da una zona priva di grani cromatinici. Un reticolo di linina non pare esista. La posizione del nucleolo può essere profonda o periferica nella massa nucleare. In qualche raro caso ho notato due nucleoli. I nucleoli degli spmciti I. sono più piccoli di quelli degli spermatogonî: essi mi apparvero però sempre spiccatamente eosinofili durante i mutamenti profasici della cromatina la quale non perde mai in grado apprezzabile l'affinità per l'emallume acido[4]).

---

[1]) I due assi misurano rispettivamente μ 12,5 e μ 7,5 negli spermatociti I. più grossi e più allungati: si può considerare quale diametro medio degli spermatociti I. tondeggianti (metafasici) 9 μ.

[2]) Vedasi la nota 2 a p. 254.

[3]) Cfr, l' analogo reperto di Schleip (1907, p. 139) per gli spmciti I. di *Planaria*.

[4]) Cfr. la conferma della legge di Jörgensen da me trovata (1915, p. 227, 238) durante l' accrescimento degli oociti. Vedi anche von Voss (1914, p. 171, 189) per *Mesostoma ehrenbergi*.

Leptonemia. Il primo passo verso l'organizzazione dello spirema (? o dei cromosomi) è segnato da un addensamento di cromatina in un punto periferico del nucleo, ordinariamente poco lontano dal nucleolo (fig. 20*b*). Questo addensamento, più o meno compatto, è visibilissimo[1]) in tutti o in quasi tutti gli spmciti I. di un medesimo gruppo avviati alla profase; in questi si nota pure sincronia più o meno manifesta delle fasi successive della cariocinesi[2]). I contorni irregolari dell' addensamento inviano qualche zaffo a collegarsi con i grani di cromatina che frattanto hanno cominciato ad ordinarsi in serie lineari irregolarmente tortuose e a contorno spinuloso. Il margine libero dell' addensamento mi è apparso più volte provvisto di brevi prolungamenti digitiformi sicchè mi si è affacciata l' ipotesi che questi rappresentino le estremità di cromosomi che vanno organizzandosi (fig. 21, 22)[3]). Il coordinamento dei grani cromatinici in filamenti sottili, e dapprima anastomizzati transitoriamente fra loro, prosegue, facendosi anche più palese il legame diretto fra i filamenti e l' addensamento cromatinico sopra ricordato (fig. 22 a 24). Il nucleolo è tuttora conservato, ma acquista di regola una posizione nettamente periferica rispetto al batuffolo di filamenti cromatinici o esterna ad esso, pur serbando nettissima l' eosinofilia (fig. 21 a 24). Se vi sono due piccoli nucleoli questi appaiono entrambi disposti, di regola, nel modo sopra indicato.

La condizione riprodotta nella fig. 24 si trova quà e là con discreta frequenza nei miei preparati, ed è particolarmente bene conservata dalla fissazione col formol picro-acetico di Bouin. Essa rappresenta uno spermatocito I. che ha raggiunto quasi del tutto lo stadio di nucleo leptonema: non manca che la risoluzione dell' addensamento cromatinico periferico in filamenti continuati con quelli che fanno capo ad esso. Tale risoluzione si compie poco dopo.

Negli spmciti I. a nucleo leptonema appena ultimato o lì lì per ultimarsi è impossibile precisare se si tratta di un unico filamento cromatinico (spirema s. s.) o se si sono formati già individualmente dei cromosomi. Se delle due alternative la seconda verrà dimostrata potrei fin d'ora

---

[1]) Tinto dall' emallume acido al pari della cromatina rimanente.

[2]) Vedasi sopra l' assenza di tale sincronia in un gran numero di spermatogonî d'uno stesso gruppo.

[3]) L' origine periferica dei cromosomi nel nucleo è un fenomeno già più volte constatato: si consulti a questo riguardo la memoria fondamentale del nostro compianto P. Della Valle (1912, p. 62 ubi liter.) nella quale (p. 77) sono pure discusse le cause di tale fenomeno. Rappresenta forse l' addensamento periferico di cromatina la regione in cui comincerà l' abbinamento dei filamenti o gamomiti, e precisamente delle loro estremità?

affermare che i cromosomi sono molto lunghi e variamente (ma non strettamente) intrecciati. Il gomitolo non è molto serrato ed ha aspetto uniforme nelle regioni periferiche e profonde: lo spessore dei filamenti appena formati s' aggira attorno a μ 0,15, e si conserva abbastanza omogeneo, sempre tenendo conto tuttavia che si tratta di filamenti denticolati o spinulosi. In base a ripetute osservazioni ho poluto stabilire:

1° che l' ordinamento filamentoso della cromatina a spese dei grani in cui essa era precedentemente suddivisa (nucleo polveroso) è materialmente collegato all' addensamento cromatinico periferico e sembra emanare da questo.

2° che non si osserva abbinamento di filamenti cromatinici mentre questi si vanno formando.

La prima asserzione non significa che l'addensamento cromatinico periferico produca i filamenti cromatinici, ma non esclude che l' ordinamento dei grani o cariomicrosomi cominci ad accennarsi ai margini dello addensamento medesimo per tosto irradiarsi in tutta la massa nucleare. Nè escludo che ciò che chiamo addensamento cromatinico[1]), poichè tale mi si presenta nei preparati, sia invece un fitto groviglio di filamenti cromatinici sottili in incipiente organizzazione: la fissazione non perfetta impedirebbe di sceverarli singolarmente. Comunque non si potrebbe parlare in tal caso di synizesis[2]) perchè quando l'addensamento compare (fig. 20 *b*, 21) la maggior parte della cromatina non è ancora ordinata in filamenti, mentre quando questi sono ultimati appaiono diffusi uniformemente per tutta la massa nucleare, pur conservandosi ancora per breve tempo l' addensamento cromatinico periferico (fig. 24). Non ho trovato esempî convincenti di synizesis neppure in stadi ulteriori della prima cinesi di maturazione.

Diplonemia (syndesis). La fig. 25 rappresenta uno spmcito I. con nucleo distintamente diplonema. Confrontando questo con quello della fig. 24 appare distintamente che i cordoni fissurati del primo formano un batuffolo ad anse meno serrate che nel secondo, pur essendo su per giù uguale la massa nucleare. Tale confronto riesce anche più convincente esaminando più spmciti I. vicini in una medesima sezione. Vien fatto

---

[1]) Non mi pare si possa interpretare questo addensamento come una centrosfera mal fissata sia per la spiccata affinità ch' esso mostra pel colorante cromatinico, sia perchè esso scompare quando il nucleo leptonema è ultimato, nè mostra alcuna traccia di bipartizione prima di scomparire come massa unica. Non è improbabile che la centrosfera si trovi accanto all' addensamento cromatinico, ma non ho potuto riconoscerla.

[2]) Cioè contrazione dei filamenti cromatinici in una massa compatta (cfr. DONCASTER 1920, p. 68).

allora di concludere che i filamenti del nucleo leptonema si sono avvicinati a due a due a dare il nucleo diplonema. Tale conclusione è avvalorata dal fatto che non mancano nei miei preparati nuclei in cui si riconosce un parziale abbinamento dei filamenti sottili[1]). Ora, sia che i filamenti sottili fossero cromosomi già isolati all' atto della loro formazione, sia che il loro reciproco isolamento abbia avuto luogo dopo la scomparsa dell' addensamento cromatinico, cioè a nucleo leptonema ultimato, in seguito a frattura trasversa del filamento spirematico, è chiaro che si può far parola quì di parasindesi. Questa tuttavia, dirò fin d'ora, non perdura tal quale negli stadî che più sono vicini alla metafase della prima cinesi di maturazione (v. avanti). Dalla sindesi risulta un numero di gemini pari ad $\frac{n}{2}$ (numero aploide): supposto, com' è assai probabile, per non dire certo, che i cromosomi elementari sottili fossero in numero di 12 (n, numero diploide) risulta il numero di 6 gemini.

Il conteggio di questi, appena compiuta la sindesi, non è agevole, data la loro lunghezza rilevante, che s'accompagna tuttora ad avvolgimento ad anse irregolari, in certo modo uniformi e non strette. Il contorno del nucleo è ancora riconoscibile e si delinea nettamente l' alone formato dal citoplasma tutto in giro, con spessore su per giù uniforme, sicché si può concludere che il nucleo occupa una posizione centrale nella cellula. La membrana nucleare è irriconoscibile. Il nucleolo si è fatto più piccolo o è scomparso.

Dell' addensamento cromatinico sopra ricordato non vì è ora più traccia alcuna. I due filamenti o gamomiti di ciascun gemino sono ancora spinulosi e su per giù dello spessore suindicato: essi, dopo la sindesi, si dispongono in un primo tempo rigorosamente paralleli per tutta la lunghezza del gemino, e lo spazio che li separa è inferiore allo spessore di un singolo filamento (fig. 25). In qualche breve tratto si può notare un lieve scostamento. Nei nuclei diplonemi appena formati non pare vi sia subito attorcigliamento a spira dei singoli gemini: questo appare poco pronunciato.

Pachidiplonemia. Fenomeno costante, e che si manifesta poco dopo la sindesi, è il graduale accorciamento dei gemini accompagnato da aumento in spessore dei gamomiti, i quali possono mantenersi ancora strettamente avvicinati a due a due. Le fig. 26 a 31 rappresentano sei spmciti I. nei quali detto fenomeno è già ben evidente; nelle fig. 26 e 28

---

[1]) Posso escludere che la fissurazione longitudinale dei cordoni cromatinici risulti da illusione ottica dovuta a imperfetta colorazione dei cordoni stessi rimasti incolori nella regione assile.

i gemini sono disegnati soltanto in parte, nella fig. 27 è riprodotta l' immagine di un piano ottico. Si ha così lo stadio di nucleo pachinema, o meglio pachidiplonema, cioè senza fusione di gamomiti, giacchè è tuttora manifesta la fissurazione longitudinale dei gemini. Questi misurano ora circa 8 a 11 μ[1]) in lunghezza e circa μ 0,7 in spessore[2]); essi si svolgono sinuosi, per lo più curvi ad ansa. Quest' ultima disposizione è spesso accompagnata da convergenza delle estremità dei gemini, tutti o parte di essi, verso una medesima regione della cellula (»bouquet« fig. 26). In questa regione non è localizzato il nucleolo: quest' organulo in buona parte degli spmciti I. pachidiplonemi non è più riconoscibile. Le estremità dei gamomiti appaiono soventi un po' ispessite e intimamente accollate per breve tratto (fig. 28 e 31). I due gamomiti di un medesimo gemino pare si mantengano sempre uguali in lunghezza oltrechè coincidenti nelle estremità.

Riesce ora agevole il conteggio dei gemini, che, nei varî casi in cui li potei numerare, mi apparvero in numero di sei[3]).

Riferisco qui i numeri aploidi citati dai varî autori per altri Rabdocelidi.

Mesostoma ehrenbergi (Focke): 5 cromosomi nell' ovulo maturo (Bresslau 1904; 5 id. id., e 5 nel pronucleo maschile (von Voss 1914); (4—) 6 (7) cromosomi sul fuso degli spmciti I. in divisione (Luther 1904, p. 93, tav. V fig. 4, 5)[4]).

Mesostoma lingua (Abildg.): ? 3 cromosomi sul fuso degli spmciti I. in divisione (Luther 1904, p. 93, tav. V fig. 29)[4]).

Paravortex cardii (Hallez): 2 cromosomi (= 4 cariomeriti) nell' ovulo maturo (Hallez 1908 *b*).

Paravortex gemellipara Linton: 4 cromosomi nell' oocito I. (Patterson 1912); id. nell' oocito II. (Ball 1916).

Scostamento dei gamomiti e strepsinemia. I gemini, già quando hanno una lunghezza che s' aggira intorno ai 10 μ, possono mostrare i gamomiti più o meno scostati (fig. 29, 30), tranne tuttavia alle estremità che si mantengono ancora entrambe unite fino ad un ulteriore accorcia-

---

[1]) Fino a poco più di 13 μ (fig. 28).

[2]) Lo spessore dei gemini e dei gamomiti è rigorosamente riprodotto nelle figure 26, 27, 28, 30 *b*, 31; i gamomiti della figura 30 *b* sono spessi ciascuno μ 0,3 circa. Nelle figure 28, 29, 30 *a*, 31 ho tralasciato, per semplicità, di riprodurre l' aspetto spinuloso della superfice dei gamomiti.

[3]) Cfr. sopra a p. 250.

[4]) Non citato nell' elenco di Harvey 1920, p. 36.

mento dei gemini. I due gamomiti di uno stesso gemino procedono di pari passo nell' accorciarsi: ciò s' accompagna ad un aumento in spessore, mentre la loro superficie perde l' aspetto denticolato e si fa uniforme. Può darsi invece che in un medesimo spmcito I. l' accorciamento dei varî gemini proceda con velocità più o meno differente.

Altro fenomeno che può già essere avviato in gemini lunghi circa 10 μ è l' attorcigliamento dei due gamomiti l' uno sull' altro (strepsinemia, fig. 30 *a*, gemino no. 5). Attorcigliamento o scostamento dei gamomiti (elementi o cromosomi elementari) d' uno stesso gemino si esservano di regola in grado massimo quando la loro lunghezza si aggira sui 6 μ: l' uno e l' altro fenomeno si possono trovare associati in una medesima cellula su per giù nelle proporzioni di 3 : 3, di 3 : 2, di 2 : 3. Non pare si compia attorcigliamento in tutti sei i gemini di uno stesso spmcito I., nè esso è mai molto pronunciato[1]). Così il gemino *b* della fig. 32 rappresenta uno dei casi più spinti che mi venne fatto d'osservare: i due elementi hanno la lunghezza sopra indicata e descrivono ciascuno poco più di un giro di spira. Si può quindi asserire che la strepsinemia è alquanto relativa: essa non tarderà in seguito a scomparire totalmente. Accanto ai gemini strepsinematici altri se ne trovano in un medesimo spmcito I., come sopra è detto, che non lo sono: essi presentano ben soventi la forma di una V a rami (= elementi, gamomiti) più o meno divergenti e curvi, ma tuttora collegati per un' estremità (fig. 32, il gemino *a*). Talvolta i due elementi rimangono uniti fra loro per entrambe le estremità, sicchè il gemino assume la forma di un largo anello più o meno deformato (fig. 33). Le estremità dei gamomiti che rimangono congiunte possono mostrare, al pari di quelle libere, un lieve rigonfiamento.

Ulteriore evoluzione profasica della cromatina. A mano a mano che i gemini si accorciano si scostano più meno gli uni dagli altri diperdendosi variamente nel corpo cellulare. Si compie infine il loro ordinamento sul fuso, dopo che i gemini stessi hanno subito un ulteriore accorciamento e una graduale trasformazione che conducono gli uni ad assumere la forma di anello spesso, a lume angusto, altri di bastoncello rettilineo o quasi, altri infine la forma di bastoncello ricurvo o foggiato a C o a V, condizioni intermedie alle due precedenti. Il nucleolo non è ora più riconoscibile. Credo di non essere in errore ammettendo che gli anelli a lume angusto derivino di solito da gemini i cui gamomiti sono rimasti congiunti per entrambe le estremità, pure essendo scostati l' uno

---

[1]) Sulla torsione dei cromosomi e sulle cause che la determinono si consulti Della Valle (1912, p. 83 e seg.).

dall' altro pel rimanente della loro lunghezza (fig. 33). Anche i gemini strepsinematici, accorciandosi vieppiù mentre scompare il lieve attorcigliamento, danno forse in ogni caso la forma di anello. La forma a bastoncello deriva con tutta verosimiglianza da gemini in forma di V (fig. 32, il gemino *a*) i cui due elementi, sempre più accorciati e divaricati, hanno finito per disporsi sulla medesima retta. Pei bastoncelli curvi o foggiati a C o a V è agevole supporre siano in via di raddrizzarsi o derivino, specialmente quelli foggiati a C, da anelli ai quali s' è interrotta una delle due giunture degli elementi (v. avanti la metafase).

Negli anelli ho trovato qualche volta traccia abbastanza sicura delle estremità dei gamomiti accorciati. Essa è evidente nei due spmciti I. della fig. 34 in forma di due intumescenze situate in posizioni diametralmente opposte in uno stesso anello: le intumescenze possono pure essere strozzate da un lieve solco che segna il confine fra un elemento (gamomito) e l' altro (fig. 34 *a*). Cosè pure ho trovato talvolta una intumescenza a metà di singoli bastoncelli, indice essa pure della giuntura dei due elementi (fig. 34 *b*).

Ê' degno di particolare menzione il fatto che le intumescenze, sia degli anelli che dei bastoncelli, coincidono press' a poco col piano equatoriale del fuso che frattanto s' è andato organizzando: l' asse del fuso coincide con l' asse maggiore della cellula come appare nello spmcito I. *a* della fig. 34 del quale sono riprodotti quattro gemini soltanto.

Le intumescenze sopra indicate sono verosimilmente destinate in ogni caso a scomparire, mentre si rende più angusto il perimetro degli anelli, ovvero, nei bastoncelli, mentre si assesta definitivamente la loro lunghezza. I bastoncelli mostrano per lo più un' ingrossamento ad ogni estremità.

Le fig. 35 e 36 rappresentano due spmciti I. che hanno ultimato la profase[1]). Pei loro gemini anellari e bacillari ho ricavato le misure seguenti:

anelli: diametro esterno	μ 2,6 a 3,5
id. id. interno	μ 0,7 circa
id. spessore	μ 0,6 a 1,3
volume di un anello . . . . circa	μ^3 6,08
bastoncelli: lunghezza	μ 5,5 a 8
id. spessore nel tratto medio . . . . , .	μ 0,5 a 0,7
id. id. alle estremità	μ 1 circa
volume di un bastoncello . . . . circa	μ^3 3,26.

[1]) Non può dirsi altrettanto dei due spmciti I. della fig. 34.

Misure simili, o più o meno attenuate[1]), si ritrovano nei numerosi spmciti I. a profase ultimata che mi fu dato d'osservare. Questi si presentano nelle sezioni variamente orientati rispetto all' occhio dell' osservatore, e in parecchi casi ho potuto riconoscere che accanto ad anelli e a bastoncelli dritti si trovano in una stessa cellula bastoncelli curvi o foggiati a C o a V (fig. 35, 37). Nel giudicare della loro lunghezza va tenuto conto della situazione che i bastoncelli possono avere rispetto all' occhio dello osservatore, se cioè sono normali od obliqui all' asse attico o coincidono con esso. Nei due ultimi casi può non di rado riuscire difficile giudicare della forma d'una parte almeno dei gemini che si presentano di scorcio (fig. 38).

I gemini foggiati a bastoncello rettilineo o quasi appaiono di solito disposti in modo che il loro asse maggiore si diriga nel senso dell' asse polare del fuso, quelli foggiati ad anello mostrano per lo più un diametro diretto nel senso dell' asse polare: ciò quando lo spmcito I. è prossimo alla metafase (fig. 35, 36, 39), nel qual caso i sei gemini sono alquanto ravvicinati e spesso a contatto reciproco, senza però mai unirsi in coalescenza[2]). La disposizione suddetta non è raggiunta contemporaneamente da tutti i gemini di uno stesso spmcito (fig. 37), nè è in singoli casi rigorosamente conseguita. Alcuni gemini possono essere più ravvicinati a un polo del fuso che all' altro, altri essere equidistanti dai due poli. Notevole il fatto che i gemini foggiati a C o a V presentano di solito i due rami disposti l' uno verso un polo l' altro verso l' altro polo del fuso (fig. 35, 40, 41). Dalle considerazioni sopra esposte, come pure dalle figure che riproducono la fine della profase, si ricava che nella prima cinesi maturativa non si ha la formazione di una vera placca equatoriale[3]).

Gli anelli e i bastoncelli, dritti o curvi, possono essere in numero uguale in un medesimo spmcito I., com' è il caso in quello riprodotto nella fig. 36, nel quale uno degli anelli si presenta di costa. Il numero degli anelli non pare vada al di là di tre (fig. 36, 39), ma può ridursi a due (fig. 35, 37, 41), ad uno (fig. 40), e in qualche caso può darsi che tutti i gemini alla fine della profase abbiano forma di bastoncelli più o meno curvati o foggiati a C. L'incostanza nella forma dei gemini impedisce di ravvisare

---

[1]) Non va esclusa un' azione dei fissatori modificatrice delle reali dimensioni, come pure, entro certi limiti, della forma dei gemini. In sezioni di esemplari fissati con sublimato bollente ho notato più volte uno stretto alone incoloro attorno ai singoli gemini ad indicare una probabile coartazione della cromatina e del citoplasma.

[2]) V. nell' ultimo capitolo di questo lavoro le considerazioni sui dati forniti da Lepechkine (1910).

[3]) Cfr. von Voss (1914, p. 187) per l' analogo fatto nell' oogenesi di *Mesostoma*.

in alcuni di essi speciali caratteri distintivi, nè ciò è consentito dal comportamento dei gemini nelle fasi che seguono.

Lo scarso numero dei gemini e la loro forma non troppo irregolare permettono di ricavare con una certa approssimazione il volume della cromatina di uno spmcito I. prossimo alla metafase[1]), mentre la forma subtondeggiante che questa cellula presenta in seguito a fissazione con sublimato bollente consente di calcolare il volume delle cellule stesse: sottraendo a quest' ultimo volume quello della cromatina si può dedurre il volume approssimativo del citoplasma.

Supponendo in uno spmcito I. tre anelli e tre bastoncelli si avrebbe:

volume della cromatina . . . . μ^3 16
volume totale della cellula[2]) . . . . . μ^3 3053
volume del citoplasma . . . . μ^3 3037

Transitorietà della parasindesi. A questo punto è bene ricordare quanto ho detto sopra (p. 264) a proposito della parasindesi, compiutasi senza fusione dei gamomiti: che cioè essa è destinata a scomparire Invero, mentre si mantengono indipendenti i due gamomiti di ogni singolo gemino durante l' accorciarsi e l' eventuale attorcigliarsi di questo su se medesimo, si può delineare l' allontanamento dei due gamomiti l' uno dall' altro, giungendosi in definitiva (termine della profase) agli anelli e ai bastoncelli sopra descritti. Di questi, sia gli uni che gli altri, accogliendo per essi la genesi che credo di avere sufficentemente dimostrato, rappresentano uno scostamento di elementi (ex-gamomiti, cromosomi elementari) tale da togliere l' aspetto di una parasindesi. I bastoncelli sono il risultato di un tardivo ordinamento di cromosomi elementari »end to end«. Ma nel caso nostro è con tutta probabilità da escludere una metasindesi come fenomeno precoce nella profase della prima cinesi di maturazione.

Metafase. Dispostisi sul fuso i sei gemini anellari o bacillari nel modo suddetto, e cioè gli uni e gli altri su per giù normali al piano equatoriale e colle giunture degli elementi (ex-gamomiti) rispettivi più o meno vicine al piano stesso, è facile comprendere che cosa si compirà durante la metafase. Il gruppo di sei gemini si scinderà in due gruppi di elementi o cromosomi unitarî: i gemini anellari si divideranno ciascuno in due semianelli, quelli bacillari in due tronchi più brevi.

---

[1]) V. le misure riferite sopra a p. 267.

[2]) Sfera con diametro di 9 μ.

Accogliendo quanto sopra è precisato circa la genesi dei gemini consegue che la prima cinesi di maturazione è **riduttrice** poichè essa distribuisce ai due poli cromosomi unitarî completi, ed affida a ciascun spmcito II. il numero ridotto — 6 — di cromosomi. Lo spmcito I. aveva ricevuto invece il numero non ridotto — 12 — di cromosomi, derivando esso da un' ultima divisione spmgoniale.

Mentre sono numerosissimi nei miei preparati gli spmciti I. profasici dai quali si può trarre con chiarezza il modo di formazione dei gemini e la evoluzione di questi fino all' ordinamento loro sul fuso, scarsi sono invece gli spmciti I. metafasici nei quali si possa seguire dettagliatamente la demolizione dei gemini in seguito allo scindersi di ognuno di essi nei due cromosomi elementari costitutivi. Una simile differenza può autorizzare ad ammettere che la metafase si svolga assai più rapidamente della profase. Nello spmcito I. riprodotto nella fig. 41 è ben distinta una strozzatura a metà di ciascun bastoncello rettilineo. In quello della fig. 42[1]) la fissazione ha colto un anello e due bastoncelli in via di dividersi trasversalmente, laddove in un terzo bastoncello la divisione trasversa s'era appena compiuta. Si noti nell' anello la posizione della strozzatura all' altezza su per giù del piano equatoriale del fuso e si confronti con gli anelli dello spmcito I. della fig. 34 *a*, uno dei quali, oltre alle intumescenze di giuntura dei cromosomi elementari, mostra la strozzatura nel punto in cui si compirà la divisione[2]).

Nel bastoncello già diviso va notata la forma appuntita presa dalle estremità di nuova formazione: essa sta ad indicare un precedente attenuarsi del tratto mediano del bastoncello ancora indiviso, come si vede nel bastoncello contiguo, e inoltre nel bastoncello intero dello spmcito I. distinto con la lettera *a* nella fig. 43[3]).

I pochi spmciti I. metafasici che ho potuto esaminare dimostrano a sufficenza che i sei gemini non si dividono tutti sincronamente (fig. 42, 43 *a*). Non ho trovato in alcun caso dimostrazione sicura che gemini interi passino come tali ad uno spmcito II.; d' altronde l' esame di molti spmciti II. intercinetici mi ha confermato l' inesistenza di un tale passaggio.

---

[1]) La cromatina è figurata soltanto in parte.

[2]) Questa si compirà pure in un punto diametralmente opposto del medesimo anello.

[3]) Di questo spmcito I. ho figurato una parte soltanto della cromatina, e cioè, oltre al bastoncello (gemino) ancora intero, tre coppie di cromosomi e un cromosoma isolato.

Durante la metafase gli spmciti I. assumono forma tondeggiante o (per compressione) poliedrica isodiametrica (fig. 42, 43 *a*). Il diametro, come sopra ho ricordato, è di circa 9 μ.

Anafase. Effettuatasi la divisione dei gemini in due gruppi di sei cromosomi elementari (ex-gamomiti) ciascuno si verifica di regola la tendenza in ogni cromosoma ad assumere una forma ovoide: rari sono nei miei preparati i gruppi anafasici nei quali sia ancora conservata la forma arcuata nei cromosomi derivati per scissioni di gemini anellari o bacillari curvi (fig. 44, 45 *b*). La tendenza suddetta si osserva in tutti i cromosomi: essa verosimilmente non è che una continuazione dello accorciamento dei gamomiti sopra descritto. Tale accorciamento appena compiuta la metafase, o meglio appena divisosi un singolo gemino, è più rapido e si effettua già durante l' ascesa polare dei due gruppi di cromosomi elementari destinati agli spmciti II. (fig. 43, 45, 46). Si nota spesso, in singoli cromosomi tendenti alla forma ovoide, la estremità acuta sopra ricordata come indice di recente separazione dall' altro cromosoma dello stesso gemino (fig. 45 *a*).

Il passaggio alla forma ovoide dei sei cromosomi di un medesimo gruppo non si compie contemporaneamente: è più facile invece trovare concomitanza di tale passaggio in cromosomi corrispondenti distribuiti nei due gruppi di un medesimo spmcito I. anafasico (fig. 45 *a*). La fig. 46 mostra un grosso spmcito I. anafasico nel quale due cromosomi, derivati per scissione di uno dei gemini bacillari, sono alquanto in ritardo rispetto agli altri nel trasformarsi in chicchi ovulari. Non mi pare sia quì da ravvisare un cromosoma speciale (monosoma): il caso riprodotto nella figura è del tutto eccezionale[1]).

Compiutasi l' ascesa polare dei cromosomi segue la plasmodieresi (fig. 47); questa è completa, sicchè in tal modo gli spmciti II. appaiono isolati l' uno dall' altro, pur essendo ravvicinati in gruppi facilmente riconoscibili nelle sezioni. Ogni spmcito II. racchiude sei cromosomi i quali non si risolvono in grani per un passaggio del nucleo allo stadio di riposo. Intervengono precocemente i fenomeni intercinetici che predispongono la cromatina per la seconda cinesi di maturazione.

5. Spermatociti II., intercinesi. Si suol comprendere sotto la denominazione, di intercinesi, proposta da Grégoire (1905), l' insieme dei fenomeni che si svolgono a partire dalla fine dell' anafase della prima

---

[1]) von Voss (1914, p. 183) ha dato una breve descrizione, accompagnata da due figure, delle cinesi di maturazione spermatogenetiche di *Mesostoma ehrenbergi* nelle quali si verifica la comparsa di un »monosoma«.

cinesi, cioè a partire dall' addensarsi dei cromosomi figli I. ai poli, fino al momento in cui nei nuclei figli sono nettamente riconoscibili i cromosomi II. che si separeranno ciascuno in due cromosomi figli II. nella seconda cinesi di maturazione. Questi fenomeni nel caso nostro non sono molto complessi, appunto perchè i cromosomi figli I. non subiscono profonde metamorfosi, bensì si fissurano longitudinalmente, ponendosi così in evidenza, già durante la intercinesi, i cromosomi figli II.

Le fig. 47 e 48 dimostrano chiaramente tale fissurazione, vista per un polo nella cellula distinta con la lettera *a* nella seconda figura. La fissurazione non è sincrona nei sei cromosomi di uno stesso spmcito II. (fig. 48*c*); essa può delinearsi anche prima della anafase della prima cinesi. Invero ho potuto osservare in qualche spmcito I. metafasico una traccia di bipartizione alle estremità dei bastoncelli (fig. 39, i gemini 1, 3, 6). Tuttavia pare che nel passaggio dei semi-bastoncelli (= cromosomi figli I = cromosomi elementari) alla forma ovulare sopra ricordata l' accenno alla fissurazione si annulli per ripresentarsi più tardi.

L' addensamento polare dei sei cromosomi — ovoidi o fissurati — è seguito da una loro distribuzione irregolare nello spmcito II. La fig. 49 riproduce una condizione che si ripete in tutti gli spmciti II. di un medesimo gruppo nei quali stia per compiersi la seconda cinesi di maturazione. I cromosomi figli II. appaiono come bastoncelli ravvicinati a due a due, fra loro paralleli, quasi sempre incurvati, di rado incrociati: il loro spessore è di circa μ 0,5, la loro lunghezza raggiunge μ 2,5 o poco più. Segue l'organizzazione del fuso e l'ordinamento su questo delle sei coppie di cromosomi figli II.

6. Seconda cinesi di maturazione. Spermatidî. Le esigue dimensioni degli spmciti II.[1]) non mi hanno permesso di analizzare dettagliatamente tutte le fasi della seconda cinesi. Ho potuto cogliere in una metafase la disposizione sul fuso delle coppie di cromosomi figli II., tuttora dotati di forma bacillare, ma più tozza di quella sopra indicata nell' intercinesi. Le coppie sono disposte in modo che i cromosomi figli II. siano paralleli al piano equatoriale del fuso (fig. 50)[2]). Le metafasi della seconda cinesi di maturazione sono nei miei preparati poco frequenti: più frequenti sono le anafasi. In queste è riconoscibile la forma ovoide o globosa assunta dai cromosomi figli II.[3]) che in due gruppi di sei ciascuno vengono desti-

---

[1]) Misurano 5—6 μ in diametro.

[2]) La cosa è ben evidente per due coppie, le rimanenti sono sovrapposte in modo da non lasciar distinguere i contorni in modo preciso.

[3]) Cfr. l' analoga forma assunta dai cromosomi figli I. nella anafase della prima cinesi.

nati agli spermatidî (fig. 51, 52). La plasmodieresi che segue è anche qui completa e si accompagna ai fenomeni telofasici dello cromatina. I sei cromosomi globosi destinati ad ogni spermatidio, compiuta l' ascensione polare, si risolvano in una massa alveolare che non lascia più riconoscere i contorni dei cromosomi (fig. 53). Questa massa alveolare si conserva-tale per qualche tempo negli spermatidî: il suo contorno, a plasmodieresi ultimata, è sferico, ed è verosimilmente segnato da una membrana nucleare che tuttavia non potei riconoscere.

Appena formati gli spermatidî presentano una forma sferoidale con diametro di circa 4 μ (fig. 54). Il nucleo, dapprima ancora alveolare e spesso poco meno di 3 μ, ha posizione eccentrica. Questa sta ad indicare l' addensamento polare dei cromosomi nella seconda divisione di maturazione. Le migliori fissazioni del citoplasma ottenni col liquido di Flemming e col sublimato bollente. Il primo fissativo meglio di altri mi ha permesso l' esame del centrosoma e del condrioma.

Il centrosoma[1]) è situato nel breve spazio interposto al nucleo e al margine cellulare più vicino, ad è a credere che tale situazione rispecchi quella della telofase precedente. La fissazione con sublimato bollente permette di riconoscere in qualche caso il centrosoma come un piccolo grano. La fissazione osmica lo conserva meglio, colorando in seguito con ematossilina ferrica Heidenhain esso appare come un punto nero (fig. 55), talvolta un po' scostato dal nucleo (fig. 56).

In posizione opposta al centrosoma, dall' altra parte del nucleo, quindi in corrispondenza del maggiore accumulo di citoplasma, trovasi un corpo che la fissazione osmica, seguita da colorazione con ematossilina ferrica Heidenhain, pone assai bene e costantemente in evidenza sotto forma di anello o coll' apparenza di un breve bastoncino, un po' scostato dal nucleo e disposto trasversalmente rispetto a un raggio di questo: il diametro o la lunghezza massimi del corpo in parola si aggirano fra μ 1 e μ 1,5 (fig. 56, 57).

La disposizione del centrosoma e del corpo anellare (o ? bacillare) coincidono esattamente con quanto venne descritto e figurato da Hallez (1908 *b*, p. 471, tav. 29 fig. 45 *D*) per *Paravortex cardii*. Non sono alieno del dare al corpo anellare (o bacillare) di *Phoenocora jucunda* il significato di idiozoma, ma preferisco designarlo con la denominazione corpo mitocondriale poichè esso trova pure perfetta corrispondenza, a parte la forma, coll' analogo corpo analizzato da Rappeport (1915, p. 16—18) in alcuni Tricladi del genere *Planaria*. Questo autore potè seguire il

[1]) Ne potei riconoscere uno solo.

comportamento del Mitochondrienkörper attraverso tutta la spermatogenesi e quindi avanzare l'idea che esso sia da identificare coll' apparato mitocondriale di animali più elevati.

La posizione eccentrica del nucleo si conserva mentre la cromatina si condensa in una sfera di aspetto compatto. In questa è tuttavia riconoscibile per qualche tempo, in preparati tinti con emallume acido, un piccolo vacuolo incoloro (fig. 58) centrale o eccentrico.

7. Evoluzione della spermatidio in spermio. Dal punto periferico dello spermatidio attiguo al centrosoma si sviluppa il filamento terminale dello spermio, dotato di eosinofilia riconoscibile specialmente in materiale fissato con sublimato bollente (fig. 59). Non mi è stato possibile nei preparati di sezioni precisare la lunghezza definitiva del detto filamento: essa è almeno di 3 μ.

Poco dopo si manifesta la tendenza del nucleo a liberarsi della massa citoplasmatica che l' accompagna. Il nucleo, tuttora tondeggiante, fa ernia appunto nella regione in cui s'è prodotto il filamento terminale. Questo appare direttamente collegato al nucleo (fig. 60) il quale mostra ora, al polo opposto al filamento, cioè al futuro polo apicale dello spermio, un grosso bottone tondeggiante, largamente unito al nucleo stesso, e, come questo, tinto intensamente dall' emallume acido (fig. 61). Il bottone in parola sembra corrispondere al corpo mitocondriale, o almeno a una parte di esso nella quale s' è compiuta una trasformazione chimica rivelata dall' acquisita affinità per l' emallume acido. Invero il corpo mitocondriale non era prima d' ora dotato di cianofilia. Gli spermatidî delle fig. 54, 58, 59 si trovano nel medesimo preparato che mi ha servito per la fig. 60, e in essi, come negli altri consimili, il corpo mitocondriale è irriconoscibile, ma verosimilmente ha le stesse caratteristiche di forma e di posizione messe in evidenza con altro metodo (fig. 55 a 57). Dal momento in cui la condensazione cromatinica s' è compiuta al momento in cui il nucleo, ancora sferico, comincia a far erina alla periferia del citoplasma, il corpo mitocondriale sembra accollarsi temporaneamente al polo nucleare che corrisponderà poi alla punta dello spermio. In fine detto corpo, o più probabilmente una parte di esso, appare di nuovo scostato dal nucleo e contenuto nella massa citoplasmatica ormai quasi staccata dal nucleo (fig. 62, 63). La sua forma è ora ovoide o a contorno irregolare, spesso è frammentato in pezzi ancora raggruppati: più tardi, nelle sferule citoplasmatiche, esso è irriconoscibile.

Il nucleo frattanto da sferico è diventato fusiforme (fig. 61, 62), il suo apice ancora impegnato nel citoplasma mostra una sorta di cappuccio (? acrosoma) dotato di affinità per la lacca ferrica più spiccata che la

cromatina e il corpo mitocondriale, previa fissazione con liquido di Flemming. Il cappuccio appare come un aggregato di minuti grani addossati all' apice nucleare, e può mostrare dapprima una breve punta diretta secondo l' asse del prospermio. Questa vien tosto supplita da due punte che si fanno più allungate (circa μ 0,5) e un pò divergenti (fig. 63). La fissazione con formol picro-acetico (Bouin) seguita da doppia colorazione all' emallume acido e eosina permette pure di riconoscere con facilità le due punte sopra ricordate contraddistinte da una spiccata eosinofilia che si ritrova anche alla loro base, cioè in corrispondenza del cappuccio suddetto.

Il nucleo frattanto passa dalla forma di fuso a quella di clava molto allungata, un po' più larga nella regione apicale, mentre la regione posteriore si attenua dolcemente passando a continuarsi col filamento terminale. Non pare che accanto a questo si trovino dei flagelli[1]).

L' esame accurato del nucleo dello spermatidio nelle sue successive trasformazioni non mi ha permesso di riconoscere in esso la presenza di un nucleolo, nè di distinguere due sostanze, l' una più colorabile periferica, l'altra, meno colorabile, disposta al centro della massa nucleare. Tali caratteristiche sono state descritte e figurate da von Hofsten (1909) per un Alleocelo, *Otomesostoma auditivum* (Pless.). Questo medesimo autore asserisce d' aver potuto trovare »die beiden fraglichen Schichten« (Körnchenschicht, Centralkegel) anche in due specie di Rabdoceli dei generi *Castrada* e *Dalyellia* durante l' allungamento degli spermatidî.

Dalle figure di von Hofsten risulta che in *Otomesostoma* la posizione iniziale del centrosoma nello spermatidio rispecchia una condizione alquanto diversa da quella che si verifica in *Phoenocora*, in *Mesostoma* (Luther 1904, tav. V fig. 22, 23), in *Paravortex* (Hallez 1908 *b*), e in *Dalyellia* (Lepechkine 1910, tav. fig. 33).

Quando il nucleo dello spermatidio ha subito le trasformazioni che lo hanno condotto ad assumere l' aspetta riprodotto nelle fig. 63 e 64 si compie il distacco della massa citoplasmatica o sferula cefalica, prima d' ora collegata all' apice del nucleo. Le sferule cefaliche hanno diametro di 4 μ o poco più (fig. 65); quelle staccatesi da prospermî vicini »possono fondersi in una massa unica subjalina, dapprima di forma irregolare. Essa non ha significato di citoforo, ma verosimilmente viene riassorbita a vantaggio anche degli spermî attigui che si allungano. Durante i fenomeni di riassorbimento detta massa prende una forma ovoide o sferica, e appare

---

[1]) Cfr. per altri Rabdocelidi: Luther 1904, tav. V fig. 27 (*Mesostoma*); von Graff 1905, tav. III fig. 4 *Paramesostoma*); Böhmig 1908 *a*, p. 2241—2248 ubi lit., tav. XXV.

scavata da alveoli« (COGNETTI 1915, p. 236). Già sopra ho ricordato l' assenza di cellule nutritizie o di sostegno per le cellule germinali: i materiali provenienti per dissoluzione dalle sferule cefaliche concorrono ad accumulare nei testes un liquido destinato a servire da pabulum per le cellule germinali.

Staccatasi la sferula cefalica rimane il prospermio (fig. 64) che per ulteriore allungamento e assottigliamento del nucleo si cambia in spermio.

Le due appendici apicali del capo del prospermio di *Phoenocora* trovano riscontro in quanto venne descritto e figurato per lo spermio di *Graffila muricicola* Iher.[1]) da VON IHERING (1880, p. 159, tav. VII fig. 10) e da VON GRAFF (1882, p. 153, tav. XIV fig. 6; 1904—'08, p. 2234, tav. XXV fig. 12)[2]).

Nei preparati di sezioni non mi è riuscito di completare lo studio della formazione dello spermio, nè posso dire se quest' ultimo presenti ancora le brevi appendici apicali. La lunghezza dello spermio dev 'essere alquanto superiore ai 15 μ, lo spessore si aggira intorno a μ 0,15 come si ricava dall' esame di spermî già inoltrati nei vasi deferenti o contenuti nel receptaculum seminis. E nota la comunicazione di quest' ultimo organo col lume intestinale. In altro lavoro (1915, p. 231) ho ricordato la fagocitosi di spermî per opera delle cellule intestinali »in molte delle quali trovai appunto varî spermî avvoltolati a formare piccoli gomitoli«.

Non mancano nei miei preparati esempî numerosi di prospermî, già alquanto allungati ma ancora racchiusi nei testes, il cui capo si presenta moniliforme o foggiato a mo' di cavaturacciolo: questo carattere non si ritrova nei sottili spermî inoltrati nei vasi deferenti o nel receptaculum seminis, nè saprei dire con certezza se esso più che un carattere transitorio, non sia da considerare quale risultato dell' azione del liquido fissatore.

V. Discussione comparativa.

Il lavoro di LEPECHKINE (1910), unitamente a quelli precedenti di altri autori (v. sopra) e ai dati da me raccolti nella presente memoria, valgono a colmare, ma in parte soltanto, la deficenza, già lamentata da VON GRAFF (1904—'08), relativa alle nostre nozioni sulla spermatogenesi dei Rabdocelidi. I caratteri in complesso assai chiari a dir vero, che offre il comportamento della cromatina durante la spermatogenesi

[1]) La famiglia Dalyellidae cui appartiene il genere *Phoenocora* fa parte, assieme alla famiglia Graffilidae, della medesima sottosezione Eulecithophora (cfr. VON GRAFF 1913).

[2]) Cfr. anche BALLOWITZ 1907 *a*, p. 222 fig. 6.

della *Phoenocora jucunda* suggeriscono qualche comparazione con analoghi caratteri dimostrati in altre forme, ciò allo scopo di rintracciare eventualmente una unità di processo.

Riesce particolarmente interessante il confronto con quanto venne descritto e figurato da A. Schneider (1873, 1883) per *Mesostoma ehrenbergi* (Focke). Questo acutissimo osservatore, pur ricorrendo ad una tecnica microscopica assai elementare[1]), riconobbe, nella segmentazione dell' uovo estivo di detta specie, minute particolarità già da altri autori messe in rilievo per l'importanza loro nei riguardi della storia della divisione cellulare. Così Henneguy (1896, p. 284), riferendosi ai reperti di A. Schneider (1873), richiamò l' attenzione sul fatto che questi »le premier ..... découvrit les rapports qui existent entre les modifications du noyau, entrevues par ses prédécesseurs, et la division cellulaire«. Studiando la spermatogenesi di *Mesostoma ehrenbergi* lo stesso Schneider ha saputo cogliere, già durante la prima serie di ricerche (1873), come pure durante la seconda (1883), alcune caratteristiche della prima mitosi di maturazione, rilevando, come appare specialmente dalle figure, la forma dei cromosomi (gemini) e la loro disposizione alla fine della profase, e ancora il modo loro di dividersi. Cosi la figura 8 *g* della tav. V che accompagna la prima memoria di A. Schneider (1873), come la figura 16 della tav. III che accompagna la seconda memoria (1883), riproducono molto probabilmente stadi simili a quelli riprodotti nelle mie figure 35, 36, 39, corrispondenti cioè alla fine della profase degli spmciti I. Tuttavia, mentre nella specie da me studiata, *Phoenocora jucunda* Cogn., la cromatina appare in detto stadio organizzata in anelli, oltrechè in bastoncelli dritti o variamente curvati, in *Mesostoma ehrenbergi* si avrebbero soltanto dei bastoncelli uncinati alle estremità, pure in numero esiguo, forse non superiore a sei. Più gruppi di bastoncelli o Fädenbündel apparvero talvolta ad A. Schneider (1883, p. 55) associati assieme, probabilmente per coalescenza patologica dei citoplasmi di più spmciti I., e l' autore stesso preferì spiegare tali associazioni come risultanti »durch gruppenweise Verteilung der Fäden« anzichè »aus sukzessiven Querteilungen eines einzigen Bündels«. Anche in *Phoenocora* appaiono consimili associazioni qualora l' osservazione cada su gruppi di spmciti I. profasici uniti in coalescenza in seguito a cattiva fissazione.

L' affermazione di A. Schneider che »jedes Fadenbündel teilt sich nun durch Querteilung« (1883, p. 55) è in armonia con quanto ho descritto

---

[1]) Esame per dilacerazione, a fresco o di materiale trattato con acido acetico diluito, mescolato o non con ammoniaca.

per i bastoncelli di *Phoenocora* e per gli anelli o altre formazioni ad essi analoghi (v. p. 270 e fig. 41 a 43)[1]. SCHNEIDER rilevò una diversità molto pronunciata in grandezza che possono offrire gli »Spermatoblasten«, e la sua asserzione che »die kleineren aus der Teilung der größeren hervorgehen« (1883, p. 54) permette di supporre che l' A. abbia trovato in *Mesostoma ehrenbergi* la medesima riduzione in volume degli spermatogonî di generazioni successive che ho potuto notare in *Phoenocora*.

Un numero aploide più o meno esiguo di cromosomi sembra sia la norma nei Rabdocelidi (v. sopra a p. 265). Le poche descrizioni che si hanno sul comportamento della cromatina nelle due divisioni di maturazione spermatogenetiche non permettono invece di concludere ad uno schema unitario per l' intero gruppo sistematico. Pare vi sia rassomiglianza alquanto pronunciata fra quanto ho descritto per *Phoenocora* e ciò che si compie in *Mesostoma ehrenbergi* stando ai sopra riportati da A. SCHNEIDER. Due figure di VON VOSS (1914, fig. 183) confermano in parte tale rassomiglianza[2]: la prima riproduce un' anafase della prima divisione e mostra una precoce fissurazione longitudinale dei cromosomi raffrontabile con quella riprodotta nelle mie fig. 47 a 49, la seconda dimostrerebbe che fra le due cinesi maturative l' accorciamento dei cromosomi non è in *Mesostoma* così pronunciato come in *Phoenocora*. Questa seconda figura di VON VOSS ha qualche rassomiglianza con le figure anafasiche che si osservano negli spermatogoni di *Phoenocora:* questi elementi, dopo alcune divisioni, possono ridursi a dimensioni inferiori a quelle degli spmciti I. profasici (v. sopra a p. 271)[3].

Riguardo al problema della riduzione si giunge, in base ai miei reperti sulla spermatogenesi di *Phoenocora*, a conclusioni analoghe a quelle che la stesso VON VOSS (1914, p. 187) ha tratto dal suo studio accurato della oogenesi di *Mesostoma*. Anche in *Phoenocora* si ripete lo schema »eteroomeotipico« di GRÉGOIRE (1905), con una coniugazione di cromosomi parallela, di breve durata, e tutt' altro che intima (pseudoriduzione): i gemini, già all' atto della loro formazione, come pure durante il graduale accorciamento dei gamomiti che li compongono, mostrano sempre una

---

[1]) La fig. 8 *h* della tav. V che accompagna la memoria del 1873 si accorda perfettamente con la mia fig. 45 *a*, e la fig. 8 *f* della medesima tavola riproduce forse in parte l' associazione dei zigomiti a due a due già accorciati.

[2]) Pur tralasciando di considerare qui il »monosoma« (v. sopra a p. 271).

[3]) Meno sicuro riesce il confronto delle mie figure con quelle date da LUTHER (1904, tav. V fig. 4, 5, 12, 29) per *Mesostoma ehrenbergi* e *Mesostoma lingua* (Ab.): le due prima rappresentano probabilmente degli spmgonî anafasici, le due ultime degli spmciti I. Il numero dei cromosomi è anche quì esiguo.

fissurazione longitudinale (nucleo diplopachinema) correlativa alla mancata fusione dei gamomiti. Questi, in forma di semibastoncelli o semianelli alquanto accorciati, vengono distribuiti in ugual numero ai due spmciti II. per subire tosto una fissurazione longitudinale in vista della scissione di ogni cromosoma (ex-gamomito) in due semi cromosomi da distribuire ai due spermatidî fratelli. Ogni spermatidio viene ad avere sei semicromosomi, ogni spmcito II. sei cromosomi, ogni spmcito I. sei coppie di cromosomi vale a dire sei gemini. Ogni spermatogonio mostra, durante la mitosi, dodici cromosomi cilindrici e sinuosi, che non si coniugano a due a due, nè mostrano un marcato accorciamento profasico.

Come i dati tratti dallo studio della riduzione cromatica nell' oogenesi di *Mesostoma* hanno permesso a von Voss (1914, p. 186) di fornire un appoggio allo schema semplice di riduzione o »Primärtypus« trovato da Goldschmidt (1905, 1908) in *Zoogonus mirus* Lss., altrettanto può dirsi dei dati da me esposti in questo lavoro. La formola del Primärtypus di Goldschmidt (1905): »Keine Pseudoreduktion, im Kern Normalzahl von Chromosomen, die in einer der beiden Reifeteilungen ganz verteilt werden« non può essere applicato integralmente alla spermatogenesi di *Phoenocora jucunda*, come non può esserlo all' oogenesi di *Mesostoma ehrenbergi*. von Voss ha appunto distinto colla denominazione »Pseudo- oder sekundärer Primärtypus« quello da lui descritto nella seconda specie. La medesima denominazione può valere pel caso di *Phoenocora*, ma mentre in *Mesostoma* la coniugazione parallela che appare per tempo nella profase »bald vollkommen wieder rückgängig gemacht wird«, in *Phoenocora* la coniugazione parallela dei cromosomi non si annulla completamente giacchè i due gamomiti accorciati di uno stesso gemino rimangono collegati, almeno per un' estremità, ancora alla fine della profase.

La conoscenza di quanto accade in *Phoenocora* mi permette alcuni raffronti con i fatti descritti e figurati da Lepechkine (1910) a proposito della riduzione cromatica durante la spermatogenesi di *Dalyellia viridis*[1]) (G. Shaw) (= *Vortex viridis*).

Anche in quest' ultima specie si direbbe che si compie una coniugazione parallela dei quattro cromosomi somatici a due a due, ma non pare vi sia fusione completa dei gamomiti (cfr. la fig. 10 di Lepechkine). In precedenza si avrebbe uno spirema unico (fig. 7 id.) la cui esistenza non ho potuto accertare in *Phoenocora:* lo spirema unico di *Dalyellia* si divide in due cromosomi bivalenti (gemini, fig. 8 id.). Dalla unione end to end dei due gamomiti di ciascun gemino si passa verosimilmente ad una coniu-

---

[1]) I gen. *Dalyellia* e *Phoenocora* appartengono alla medesima famiglia (Dalyelliidae).

gazione parallela con accollamento più o meno esteso dei gamomiti stessi; questi subiscono frattanto un pronunciato accorciamento (fig. 9—11 id.) che, come in *Phoenocora*, continua fino al termine della profase.

L' avvicinamento dei gemini bacillari all' asse del fuso, orientati nel senso dell' asse medesimo, è seguito secondo Lepechkine da coalescenza dei gemini stessi fra loro a formare »eine stäbchenförmige einheitliche Figur« (fig. 14 e 15 id.). Questa può mettersi a confronto con le mie fig. 35, 36, 39 che riproducono stadi corrispondenti. In *Phoenocora* non v' è tuttavia coalescenza dei gemini. La Verklebung descritta da Lepechkine è forse conseguenza di fissazione difettosa: comunque essa ha impedito all' autore di cogliere con sicurezza la disposizione e la forma definitiva dei gemini immediatamente prima della metafase. La »einheitliche Figur« riprodotta nella fig. 14 può suggerire l'idea che la cromatina sia lì in forma di due bastoncelli (intimamente accollati) paragonabili a quelli sopra descritti per *Phoenocora*, e forse costituiti allo stesso modo, ma lo schema 1. nel testo russo e la descrizione specificano le cose altrimenti, ponendo pure in rilievo una differenza nella grandezza dei quattro cromosomi elementari. Questa differenza negli spmciti I. di *Phoenocora* non ha carattere regolare. La fig. 16 di Lepechkine mi fa pure pensare a due bastoncelli che si siano divisi trasversalmente. I semibastoncelli tenderebbero anche quì ad assumere una forma ovoide durante l' anafase (fig. 19 di Lepechkine), e, già prima che sia compiuta la plasmodieresi, si fissurerebbero longitudinalmente (fig. 20 id., cfr. la mia fig. 47). La fissurazione longitudinale è ben palese nella intercinesi (fig. 21 id.), ma, come in *Phoenocora* (v. sopra a p. 272), pare scompaia in seguito (fig. 22, 24 id.) per ripresentarsi più tardi (fig. 29, 31, 32 id.). L' inizio della evoluzione dello spermatidio in spermio procede in *Dalyellia* e in *Phoenocora* allo stesso modo.

Lascio naturalmente carattere dubitativo alle mie considerazioni sui dati forniti da Lepechkine, considerazioni tendenti ad avvicinare questi ultimi a quelli da me rilevati nello studio della spermatogenesi di *Phoenocora jucunda:* ulteriori ricerche in questo campo potranno dimostrare o meno l' opportunità delle considerazioni stesse. Comunque il lavoro di Lepechkine segna, come sopra ho detto, un notevole progresso nella conoscenza della riduzione cromatica durante la spermatogenesi dei Rabdocelidi.

Luglio 1921.

Lavori citati.

Ball, S. C. 1916. The development of Paravortex gemellipara (Graffila g. Linton). Journ. Morph. Philadelphia 27, p. 453—558.

Ballowitz, E. 1907. a) Über den feineren Bau der Spermien der Turbellarien. Verh. anat. Ges. Vers. 21. p. 220—231, 29 fig.

—— 1907. b) Über den feineren Bau der eigenartigen aus drei freien dimorphen Fasern bestehenden Spermien der Turbellarien. Arch. mikr. Anat. 71, p. 4—21, 3 tav.

Böhmig, L. 1890. Untersuchungen über Rhabdocoele Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. Zeitschr. f. wiss. Zool. 51, p. 167—314, tav. 12 bis 21 e 21 fig. nel testo.

—— 1908. a) V. in: von Graff 1904—'08, p. 2237—2248.

—— 1908. b) Bemerkungen, den Bau und die Entwicklung der Spermien von Plagiostoma girardi (O. Schm.) betreffend. Zoolog. Anz. 33, p. 331—336 con 5 figure.

Bresslau, E. 1904. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Die Entwicklung der Rhabdocoelen und Alloiocoelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 76.

Buchner, P. 1910. Sunto del lavoro di Lepechkine 1910. Arch. f. Zellforsch. 5, p. 676.

Cognetti de Martiis, L. 1915. Sulla struttura della Phoenocora jucunda. Archivio zool. italiano 8, p. 189—247, tav. 11, 12 e 1 fig. nel testo.

Della Valle, P. 1912. La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. Arch. zool. ital. 6, p. 37—324, tav. 4—5.

Doncaster, L. 1920. An introduction to the study of Cytology. Cambridge, Univ. Press.

Goldschmidt, R. 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb. Anat. 21.

—— 1908. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. Zellforsch. 2, p. 348—370, 2 tav. 6 fig.

Goldsmith, M. 1913. Sunto del lavoro di Lepechkine 1910. Année biologique 15, p. 57, 58.

Graff, L. von. 1882. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida, Leipzig, Engelmann.

—— 1904—'08. Turbellaria: I. Abt. Acoela und Rhabdocoelida in Bronns Kl. u. Ord. des Tierreiches. Leipzig, Winter.

—— 1905. Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. II. Rhabdocoela. Zeitschr. f. wiss. Zool. 83, p. 68—150, tav. 2—6.

—— 1912. Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela des Ostens der Vereinigten Staaten von Amerika. Zeitschr. f. wiss. Zool. 99, p. 1—108, tav. 1—6 e 6 fig.

—— 1913. Turbellaria. II. Rhabdocoelida, »Das Tierreich«. 10 Lief. Berlin, Friedländer.

Grégoire, V. 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. I. La Cellule, 22, 150 p., 147 fig.

Hallez, P. 1879. Contributions à l'histoire naturelle des Turbellaries. Travaux Inst. zool. Lille et Wimereux, Fasc. 2.

—— 1908. a) Maturation de l'oeuf et cytodiérèse des blastomères de Paravortex cardii. C. R. Acad. Paris 147, p. 314—316.

—— 1908. b) Biologie, organisation, histologie et embryologie d'un Rhabdocoele parasite du Cardium edule L., Paravortex cardii n. sp. Arch. Zool. expér. (4) 9 p. 429—544, 10 tav.

Harvey, E. B. 1920. A Review of the Chromosome numbers in the metazoa, Parte II. Journ. of Morphol. 34, No. 1.

Henneguy, L. Z. 1896. Leçons sur la cellule. Paris, Carré.

Hofsten, N. von. 1909. Über die frühzeitige Besamung der Eizellen bei Otomesostoma auditivum (Forel und du Plessis). Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Turbellarienspermien. Zool. Anzeig. 34, p. 431—443.

—— 1911. Neue Beobachtungen über die Rhabdocoelen und Alloeocoelen der Schweiz. Zool. Bidrag Uppsala I, p. 1—84, tav. 1 e 2.

Ihering, H. von. 1880. Graffila muricicola, eine parasitische Rhabdocoele. Zeitschr. f. wiss. Zool. 34, p. 146—174, tav. VII.

Jensen, O. S. 1883. Recherches sur la spermatogénèse (Plagiostomum vittatum Leuck.), Archives de Biologie (Gand) 4, p. 12—37, tav. 1.

Korschelt, E. e Heider, K. 1902—1910. Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena, Fischer.

Lepechkine, V. D. 1910. Sur un nouveau représentant de vers à 4 chromosomes (observations cytologiques) (in russo). Journ. biologique 1. M. Goldsmith 1913.

Luther, A. 1904. Die Eumesostominen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 77, p. 1—273, tav. 1—9, e 16 fig. nel testo.

Patterson, J. Th. 1912. Early development of Graffila gemellipara a supposed case of polyembryony. Biol. Bull. Woods Hole 22, p. 173—204, 6 tav.

Poll, H. 1908. Mischlingsstudien III: System und Kreuzung. Sitzber. Gesell. naturf. Freunde Berlin, 1908, p. 127—139.

—— 1910. Keimzellenbildung bei Mischlingen (Mischlingsstudien IV). Verhandl. Anat. Gesell. 24. Versammlung, p. 32—57.

Rappeport, T. 1915. Zur Spermatogenese der Süßwassertricladen. Arch. f. Zellforsch. 14, p. 1—25, tav. 1.

Rauther, M. 1911. Sunto del lavoro di Lepechkine 1910. Zoolog. Jahresb. für 1910, Vermes, p. 19.

Schleip, W. 1907. Die Samenreifung bei den Planarien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 24, p. 129—174, 2 tav., 2 fig. nel testo.

Schmaltz, R. 1911. Die Geschlechtsorgane, in: Ellenberger, W. Handbuch d., vergl. mikr. Anat. d. Haustiere, 2, p. 280—662.

Schneider, A. 1873. Untersuchungen über Plathelminthen. 14. Jahresb. Oberhess. Gesell. Natur-Heilkunde, Gießen, 78 pp. tav. 3—7.

—— 1883. Das Ei und seine Befruchtung. Karn, Breslau, 88 p., 10 tav. e 3 fig.

Sekera, E. 1912. Monographie der Gruppe Olisthanellini (Stud. üb. Turbellarien II) Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. math.-nat. Cl. 1911, n. 24, 93 p., 2 tav.

Voss, H. von. 1914. Cytologische Studien an Mesostoma ehrenbergi. Arch. f. Zellforsch. 12, p. 159—94, tav. 12—14 e 5 fig. nel testo.

Weygandt, C. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei Plagiostoma Girardi. Zeitschr. f. wiss. Zool. 88, p. 249—290, tav. 16 e 8 fig. nel testo.
Wilhelmi, J. 1913. Platodaria, in: Lang, A., Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere, vol. 3, fasc I. Jena, Fischer.
Zacharias, O. 1891. Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers, vol. 1, p. 237—274, fig. 47—61 (Turbellaria).

Spiegazione delle figure.

Tutte le figure sono riprodotte ad ingrandimento di 3000 diametri, ottenuto colla combinazione dell' obbiettivo 1/15 semiapocr. imm. omog. Koristka coll' oculare 12 comp. Koristka, mantenendo il sistema ottico a 180 mm. e il disegno al piede dello stativo. Mi valsi per disegnare di una camera Nachet.

Tavola XV.

Fig. 1. Due nuclei del reticulum subepidermico. Fiss. formol picro-acetico Bouin, color. emallume acido e eosina.

Fig. 2. 3. Archispermiociti isolati. Id.

Fig. 4. Due archispermiociti, da un piccolo gruppo. Id.

Fig. 5. Nucleo di archispermiocito. Id.

Fig. 6. Id. in profase, lo spirema è figurato soltanto in parte. Id.

Fig. 7, 8. Archispermiociti in profase avanzata. Id.

Fig. 9. Placca equatoriale di archispermiocito attiguo a quello della figura 10. Id.

Fig. 10. Metafase di archispermiocito, i cromosomi sono figurati soltanto in parte; da un gruppo di due archispermiociti in divisione. Id.

Fig. 11. Anafase di archispermiocito minore. Id.

Fig. 12. Telofase id. Id.

Fig. 13. Fine della telofase id. Fiss. sublimato bollente, color. emall. acido e eosina.

Fig. 14. Due spermatogoni contigui in profase: *a* accenno al coordinamento dei grani di cromatina, *b* spirema serrato. Id.

Fig. 15. Spermatogonio in profase, spirema lasso. Id.

Fig. 16. Spermatogonio in profase contiguo a quello della figura 15; i cromosomi sono figurati soltanto in parte. Id.

Fig. 17. Spermatogonio in anafase. Id.

Fig. 18. Due spermatogonî in ana-telofase. Fiss. e color. come in fig. 1.

Tavola XVI.

Fig. 19. Placca equatoriale di cellula del vitellario: sono numerati i cromosomi. Id.

Fig. 20. Due spmciti I.: in *a* nucleo in riposo, in *b* inizio dell' organizzazione dello spirema (o dei cromosomi elementari). Id.

Fig. 21. Nucleo di spmcito I. con spirema (o cromos. element.) in formazione. Id.

Fig. 22. Spmcito I. con spirema (o cromosomi elementari) quasi ultimato. Id.

Fig. 23. Spmcito I. e nucleo di id. in stadio simile a quello della fig. 22. Id.

Fig. 24. Spmcito I. con spirema (o cromosomi elementari) quasi ultimato. Id.

Fig. 25. Spmcito I. diplonema. Id.

Fig. 26. Spmcito I. diplo-pachinema in synizesis: sono figurati soltanto tre gemini e parte di un quarto. Fiss. e color. come in fig. 13.

Fig. 27. Sezione ottica di spmcito I. diplo-pachinema. Fiss. e color. come in fig. 1.

Fig. 28. Spmcito I. diplo-pachinema; sono figurati soltanto due gemini e un tratto di un terzo oltre al nucleolo. Id.

Fig. 29. Quattro dei sei gemini di uno spmcito I. diplo-pachinema: i gemini sono accorciati. Id.

Fig. 30 *a*. Spmcito I. diplo-pachinema con i sei gemini (numerati) accorciati e non raggomitolati: il contorno nucleare non è più riconoscibile; *b* estremità inferiore del gemino no. 1 fedelmente riprodotto nel contorno e nello spessore dei gamomiti. Id.

Fig. 31. Spmcito I. diplo-pachinema con i sei gemini accorciati. Id.

Fig. 32. Spmcito I. strepsinema: sono figurati due soltanto dei sei gemini. Id.

Fig. 33. Spmcito I. in stadio simile a quello della fig. 32, è figurato soltanto un gemino foggiato ad anello. Id.

Fig. 34. Spmciti I. con i gemini trasformati in anelli e bastoncelli ancora parzialmente nodulosi (= giunture degli ex-gamomiti) a metà; in *a* sono figurati soltanto quattro gemini. Id.

Fig. 35. Spmcito I. prossimo alla metafase. Id.

Fig. 36. Id. Fiss. come in fig. 1, color. emall. acido e orange p.

Fig. 37. Spmcito I. in avanzata profase. Id.

Fig. 38. Id. prossimo alla metafase visto in direzione dell' asse del fuso. Id.

Tavola XVII.

Fig. 39. Id. prossimo alla metafase, i sei gemini sono numerati. Id.

Fig. 40. Id. id. visto quasi in direzione dell' asse del fuso. Fiss. e color. di fig. 13.

Fig. 41. Spmcito I. all' inizio della metafase. Fiss. e color. come in fig. 1.

Fig. 42. Id. in metafase. Id.

Fig. 43. Tre spmciti I., *a* in metafase, *b c* in anafase. Fiss. e color. come in fig. 13.

Fig. 44. Regione polare di spmcito I. anafasico in sezione trasversa. Fiss. e color. come in fig. 1.

Fig. 45. Due spmciti I. in anafase, *a* visto di lato, *b* visto per un polo. Id.

Fig. 46. Spmcito I. in anafase. Id.

Fig. 47. Id. id., plasmodieresi, cromosomi fissurati. Id.

Fig. 48. Regioni polari di tre spmciti I. in anafase, cromosomi fissurati. Id.

Fig. 49. Spmcito II. in profase, sei cromosomi fissurati longitudinalmente. Id.

Fig. 50. Id. in metafase, i cromosomi fissurati longitudinalmente sono rappresentati soltanto in parte. Id.

Fig. 51. Id. in anafase. Fiss. e color. come in fig. 13.

Fig. 52. Id. id., sezione passante per un gruppo di sei cromosomi. Fiss. e color. come in fig. 1.

Fig. 53. Id. in telofase, inizio della plasmodieresi. Fiss. e color. come in fig. 13.

Fig. 54. Spermatidio appena formato. Id.

Fig. 55, 56, 57. Spermatidî. Fiss. Flemming, color. ematoss. ferrica Heidenhain.

Fig. 58. Spermatidio. Fiss. e color. come in fig. 13.

Fig. 59, 60. Spermatidî trasformantisi in spermî. Id.

Fig. 61. Id. id. Fiss. e color. come in fig. 1.

Fig. 62, 63. Id. id. Fiss. e color. come in fig. 55.

Fig. 64. Prospermio. Fiss. e color. come in fig. 1.

Fig. 65. Due sperule cefaliche abbandonate. Fiss. e color. come in fig. 13.

Referate.

Abderhalden, Emil. Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden. Urban und Schwarzenberg. Wien. 1920.

Von dem seit langer Zeit vorbereiteten Handbuch, das an Stelle einer 2. Auflage des Handbuches der biochemischen Arbeitsmethoden erscheint, liegt ein 1. Heft vor, das eine Einführung des Herausgebers sowie eine ausführliche Inhaltsübersicht des Gesamtwerkes enthält. Die Übersicht über die geplanten 13 Abteilungen, von denen ein nicht unbeträchtlicher Teil bereits im Druck ist, muß als geradezu schwindelerregend bezeichnet werden. Es gibt wohl kaum ein noch so fernes Gebiet in der Biologie, das hier nicht vertreten ist, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß das Buch, wenn es wirklich in diesem Umfang zustande kommt, ein unentbehrliches Nachschlagewerk wird. Für den Zellforscher speziell sind alle denkbaren Teilgebiete vertreten wie auch alle gelegentlich benötigten Nachbargebiete aus Chemie, Physiologie, Morphologie, Entwicklungsmechanik, Protozoologie, Pathologie und so fort.

Wir wünschen dem Herausgeber und Verleger, daß es ihnen gelingen möge, unter den jetzigen schwierigen Verhältnissen das großzügige Werk in absehbarer Zeit zu Ende zu führen.

R. G.

Pfeiffer, Dr. Chr. Grundbegriffe der photographischen Optik. Theod. Thomas. Leipzig.

Das sehr zeitgemäße Werkchen, auf 75 Seiten stofflich in vier Abschnitte in geschickter Weise gegliedert, bedeutet einen glücklichen Griff des Verlages hinsichtlich eines pädagogisch überaus begabten Autors. Es ist nicht so sehr die Seite eines Verfassers, über eine ihn geläufige Materie zu schreiben, als vielmehr die Art, wie das Thema zur Abhandlung gelangt. Dr. Pfeiffer hat es verstanden, der Fassung seiner Darstellung ein Gepräge zu geben, daß man, ungeachtet aller sonstigen Vorkenntnisse, dem Vortrag Seite für Seite mit größter Spannung folgt, Es ist erfahrungsgemäß nicht leicht, die etwas spröde Materie einem aus sehr heterogenen Elementen sich zusammensetzenden Leserkreise genießbar vorzuführen, aber die Klippen, wo das Interesse scheitern könnte, hat der Verf. in der denkbar glücklichsten Weise umschifft.

Haben wir auch an Werken über photographische Optik keinen Mangel, so verdient doch die knappe und trotzdem (oder vielleicht gerade deswegen) verständliche Darstellung alles Lob.

In besonders glücklicher und gemeinverständlicher Weise ist das Kapitel der Zentralprojektion abgehandelt. Auch die im folgenden Kapitel (III) gebrachte allgemeine Übersicht über die Bildfehler, ihre Quellen und ihre Beseitigung ist in nicht zu übertreffender Weise einem größeren Leserkreise überzeugend zur Erklärung gebracht.

Ebenso sind einige sonstige, auf das photographische Objektiv Bezug habende Tatsachen so eingehend und klar erörtert, daß der Laie und namentlich auch der sich

nur gelegentlich mit Photographie beschäftigende Wissenschaftler in dem Werkchen sich stets rasch informieren kann.

Der kleine Druckfehler (S. 61) Daltmeyer anstatt Dallmeyer wird in ferneren Auflagen wohl ausgemerzt.

Zum Schlusse sei ein kleiner Fehler des Werkchens registriert: Die rechnerischen Beispiele, ab Seite 66 beginnend, sind überflüssig: Der gebildete Laie liest sie nicht, der Fachphotograph versteht sie nicht, da er, wie viele Leser, ein wahres Entsetzen vor mathematischen Formeln hat. **Mosler.**

Schaffer, Josef. Vorlesungen über Histologie und Histogenese nebst Bemerkungen über Histotechnik und das Mikroskop. Mit 589, zum Teil farbigen Abbildungen im Text und auf 12 lithographischen Tafeln. VIII und 528 S. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 1920.

Nach einer Einleitung über die Geschichte der histologischen Forschung und einem Verzeichnis einschlägiger Lehr- und Handbücher behandelt Verf. im ersten Abschnitt auf etwa 30 Seiten Bau, Gebrauch und Leistungsfähigkeit des Mikroskopes und seiner Hilfsapparate einschließlich Dunkelfeld und Ultramikroskop. Im weiteren Text ist die Polarisationseinrichtung beschrieben.

Abweichend von den bisherigen Gepflogenheiten histologischer Kurse und Lehrbücher wird im II. Abschnitt die Histologie begonnen mit der Besprechung des Blutes. Es folgen die einfacheren Gewebe im engeren Sinne: Epithelgewebe, Binde- und Stützsubstanzen, Muskelgewebe, Nervengewebe. Die Grundzüge der Zytologie werden zwischendurch, nicht in eigenen Abschnitten besprochen. Der III. Abschnitt behandelt die spezielle Gewebelehre oder Histologie der Organe. Dankenswert ist hier besonders die eingehende Besprechung der sonst oft arg vernachlässigten Histologie der endokrinen Drüsen.

Das Werk ist ausgestattet mit einer Fülle von großenteils ausgezeichneten Abbildungen, die fast durchweg Originalzeichnungen sind nach eigenen Präparaten des Verf. oder von v. Ebner nach Schaffers Präparaten veröffentlicht wurden.

Im Gegensatz zu den »mehr dogmatisch gehaltenen« Lehrbüchern von Stöhr-Schultze und Szymonowicz will Verf. die Aufmerksamkeit des Schülers auf noch zu lösende oder strittige Fragen lenken. Er zieht deshalb auch öfter vergleichend-histologische und histogenetische Untersuchungen heran. Verf. betont, daß er »vielfach neue Beobachtungen und Auffassungen dargestellt habe, die der Aufmerksamkeit der Fachgenossen wert sein dürften«. Aus dem Gebiet der Zellforschung seien einige eigenartige Auffassungen im Original wiedergegeben:

»Dieser Kern, welcher jeder Zelle zukommt, besteht aus einer membranartigen Umhüllung, der Kernmembran, einem flüssigen Inhalte, dem Kernsaft, und unregelmäßigen, stark lichtbrechenden Körnern oder Klumpen, welche teils der Kernmembran anliegen, den sogenannten Chromatinkörnern oder Chromosomen, so genannt, weil sie es sind, welche sich mit Farben von bestimmtem Charakter (sogenannten basischen Farben) besonders färben lassen.«

In der Tuba uterina »erfolgt die vollständige Reifung des Eies, indem eine Teilung erfolgt, bei der das väterliche Chromatin ausgestoßen wird. Der geplatzte Follikel geht zugrunde, wandelt sich jedoch vorher in einen gelben Körper (Corpus luteum) um«.

Samenreifung (bei der Ratte): »Während eine Tochterzelle wieder nach außen rückt und zur ruhenden Spermatogonie wird, wächst die andre, durch die Zwischenstufen der Übergangsspermatogonie, der kleinen und mittelgroßen Spermatozyte, heran zu einer großen, teilungsreifen Spermatozyte. Diese besitzt zunächst einen Kern mit ziemlich dichtem, dann lockerer werdendem Fadenknäuel, weshalb die Zellen, frisch mit Essigsäure untersucht, grob granuliert erscheinen (Henle). Außerdem besitzt der Kern ein oder zwei Kernkörperchen, die bald verschwinden, während ein schwach färbbarer, linsenförmiger Intranuklearkörper, der Kernmembran anliegend, sichtbar wird. Der kurz spindelförmige Protoplasmakörper enthält eine dichtere, kugelige Sphäre (Idiozom) mit einem Doppelzentriol in der Mitte. Die Chromatinfäden wandeln sich in etwa 12—16 ring- bis schleifenförmige Chromosomen um, und es findet unter Lösung der Kernmembran und des Intranuklearkörpers die erste Teilung statt, . . . Diese Teilung ist eine heterotypische, indem vor oder während der Anaphase sich die Chromosomen spalten, so daß die entstehenden Tochterzellen die gleiche Anzahl von Chromosomen besitzen, wie die Mutterzelle« (vom Ref. gesperrt). Bei der Präspermatidenmitose ist »die Teilung eine homoiotypische, indem die Tochterzellen die Hälfte der Chromosomen (vom Ref. gesperrt) also acht enthalten«.

Fritz Levy (Berlin-Dahlem).

Goldschmidt, Rich. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Wilh. Roux. Heft XXIV. 1920. S. 1—163.

Als theoretisches Ergebnis aus 10jähriger Experimentalarbeit bietet der Verf. in der vorliegenden Arbeit nichts weniger als eine vollständige Neuorientierung der Anschauungen über Vererbung und Artbildung. Der Ref. denkt lebhaft an ein Wort, das dem Munde eines unsrer ersten Mendelianer entschlüpfte: »Das ewige Mendeln haben wir bald satt!« Hier scheint ein erster erfolgreicher Schritt über den Mendelismus hinaus getan zu sein.

Das einzigartige Tatsachenmaterial, von dem G. ausgeht, ist in der Hauptsache niedergelegt in einer Monographie über Intersexualität (Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. 1920, XXIV), deren Kenntnis für das Folgende notwendig ist. Die Grundtatsachen sind die folgenden: Jedes Tier besitzt die Anlagen für beide Geschlechter. Normalerweise sind die Anlagen so gegeneinander abgestimmt, daß nur die einen zur Entwicklung kommen. Bei der Kreuzung verschiedener *L. dispar* Rassen traten nun intersexe Formen auf, Zwischenstufen zwischen Weibchen und Männchen in allen denkbaren Übergängen. Im Extrem werden alle Männchen umgewandelt in Weibchen, oder alle Weibchen in Männchen, je nach den Kreuzungen.

Zur Lösung des ganzen Problems der Intersexualität führte nun eine entwicklungsphysiologische Beobachtungsreihe: Organe, oder Teile von Organen, die in der Larve sich zuletzt ausbilden, werden zuerst intersexuell, wandeln sich zuerst in der Richtung des andern Geschlechts um. Organe, die sich in der Larve zuerst ausbilden, werden nur bei stärkster Intersexualität umgewandelt. Die Differenzierung folgt also zuerst bis zu einem bestimmten Punkt dem genetischen Geschlecht, dann schlägt sie plötzlich um in die Richtung zum andern Geschlecht, und das Maß der Intersexualität ist somit nichts als ein Ausdruck für die Lage des Drehpunktes. Er liegt spät bei schwacher, früh bei starker Intersexualität. Kommt der Drehpunkt, so differenzieren sich alle Organe um, bei denen ein Umdifferenzieren überhaupt noch möglich ist. — All das läßt sich in wunder-

voller Weise zeigen an der Entwicklung der Antennen, des Abdomens, namentlich aber des Geschlechtsapparates.

Diese Tatsachen führten zu folgenden Vorstellungen:

1. Die Geschlechtsanlagen oder Geschlechtssubstanzen haben quantitative Beziehungen zueinander.

2. Sind die quantitativen Beziehungen nicht abgestimmt aufeinander, so entsteht Intersexualität.

3. Die Geschlechtsumstimmung ist um so größer, je größer die quantitativen Differenzen sind.

4. Die Geschlechtsdeterminanten sind somit wohl Stoffe, die eine Reaktion bedingen (bzw. beschleunigen), die mit einer Geschwindigkeit verläuft, die der Quantität jener Stoffe proportional ist.

Man wird dem Verf. bis hierher die Anerkennung nicht versagen können, daß seine Schlüsse streng den gegebenen Tatsachen folgen. Es bedeutet für das Wesen der ganzen Interpretation wenig, ob man ihm auch weiter folgt, wenn er annimmt, daß die Geschlechtsdeterminanten vielleicht die Beschaffenheit der Enzyme haben und sich vorstellt, — in Analogie zu den bekannten Erscheinungen der inneren Sekretion — daß die Geschlechtsenzyme die spezifischen Hormone der Geschlechtsdifferenzierung produzieren.

Der richtige Ablauf des Mechanismus und der Physiologie der Geschlechtsvererbung wäre demnach derart, daß genau dosierte Mengen Geschlechtsenzyme übertragen werden, die dann im Körper zur rechten Zeit, in festgelegtem Rhythmus die Hormone der Geschlechtsdifferenzierung produzieren, welche die weitere Differenzierung in bestimmter Richtung lenken.

Wie vom Zeitpunkt der Wirkung der Hormone [der abhängig ist von der Quantität der Enzyme] das Endresultat der Vererbungsprozesse abhängig ist, möge ein Beispiel zeigen:

Werden die Weibchen intersexuell, so werden zuerst die Antennen von der männlichen Entwicklungsrichtung ergriffen, sie erhalten längere Fiedern, bis schließlich ein rein männlicher Fühler vorliegt.

Werden die Männchen intersexuell, so wird erst zuletzt, erst bei stärkster Intersexualität die Antenne beeinflußt.

Diese anscheinend sich widersprechenden Tatsachen haben folgende einfache Deutung: Gelangen bei schwacher weiblicher Intersexualität gegen Ende der Puppenruhe die männlichen Hormone zur Wirkung, so können die kurzen weiblichen Fiedern bis zur Chitinisierung noch mehr oder minder auswachsen. Gelangen dagegen bei schwacher männlicher Intersexualität gegen Ende der Puppenruhe die weiblichen Hormone zur Auswirkung, so sind die langen Fiedern des männlichen Fühlers schon vorhanden. Eine Umwandlung ist also nicht mehr möglich.

Seine theoretischen Ergebnisse bringt G. auf die kurze Formel:

»Das Massengesetz der Reaktionsgeschwindigkeiten ist eines der Grundgesetze der Vererbung.«

Wie aus der Fassung dieses Satzes folgt, nimmt der Verf. an, daß dem Gesamtphänomen der Vererbung die gleichen physiologischen Vorgänge zugrunde liegen, wie bei der Geschlechtsvererbung. Multiple Allelomorphe z. B. werden nichts andres sein als bestimmte Quantitäten desselben Enzyms, das als Erbfaktor bezeichnet wird. Ein neues Beispiel von multiplem Allelomorphismus — die Raupenzeichnung von den *dispar*-Rassen — bietet G. samt dem Tatsachenmaterial.

Bedeutungsvoll sind die Ausführungen über Faktorenquantität und geographische Variation. Die verwendeten *dispar*-Rassen (von N.-Amerika, Mittel-, Südeuropa, Nord-, Mittel-, Südjapan) unterscheiden sich erblich im zeitlichen Verlauf ihres Lebenszyklus. Die erblichen Verschiedenheiten fallen zusammen mit klimatischen Verschiedenheiten der Wohnorte der Rassen. In dieselbe Linie endlich fällt die Serierung der Rassen nach der Quantität ihres Geschlechtsenzyms, die sich ergab aus den Experimenten.

Daraus ist zu schließen, »daß quantitative Zustände eines Faktors Anpassungscharaktere sein können, die eine lebenswichtige Reaktion [hier die Geschlechtsdifferenzierung] in richtige zeitliche Koordination zu andern lebenswichtigen Anpassungscharakteren [hier der saisonale Zyklus] setzen.«

Im gleichen Sinne verwertet G. die bekannten Hertwigschen Froschexperimente und die Daphnidenexperimente Woltereck's. Er glaubt selbst, daß obiger Satz verallgemeinert werden kann:

»Alle wesentlichen Erscheinungen geographischer Variation, d. h. diejenigen adaptiver Natur, beruhen auf differenten quantitativen Zuständen gewisser Gene.«

Es bedeutet nur ein konsequentes zu Ende führen des Grundgedankens, wenn G. vom Begriff der Faktorenquantität zur Annahme der Variation derselben und zur Selektion kommt. »Was für jede Reaktion, wie jede organische Produktion zutrifft, nämlich daß die Quantität des Produkts ceteris paribus mit den Außenbedingungen variiert, muß auch für den Vorgang der Bereitstellung dieser Gen-Substanzen in den Geschlechtszellen zutreffen.« Da aber Quantitätsverschiedenheit zu biologisch wichtiger Variation führt, so »erscheint die Idee selbstverständlich, daß in diesen quantitativen Variationen der Faktorensubstanzen das Material für Selektion liegt«.

J. Seiler Schlederloh (Isartal).

Conklin, E. G. Mitosis and Amitosis. Biol. Bull. Vol. XXXIII. 1917. p. 396—436, with 10 plates.

Die Ansichten über das gegenseitige Verhältnis von Mitose und Amitose haben sich im Laufe der Zeit vielfach geändert. Betrachtete man ursprünglich die einfache Kerndurchschnürung als den normalen Kernteilungsmodus, so fiel man nach Entdeckung der Karyokinese ins andere Extrem, man ließ nur noch die Mifose als normal gelten, Amitose sollte nur in pathologischen und degenerierenden Zellen, in krankhaften Geschwülsten usw. vorkommen. Es kann indessen heute wohl kaum noch ein Zweifel darüber bestehen, daß für gewisse Gewebezellen die Amitose einen physiologisch-normalen Prozeß darstellt. Allerdings sind dies einseitig differenzierte Zellen, Drüsenzellen, Epithelzellen, Leukozyten, Zellen, deren Lebensdauer beschränkt ist, die sich sozusagen auf absteigender Linie befinden. Eine andere Frage aber ist die, ob auch in undifferenzierten Zellen, Geschlechtszellen und Embryonalzellen, normale Amitose sich findet. Verf. stellt eine ganze Reihe solcher Angaben zusammen, die sich noch beliebig vermehren ließe. Würden diese Angaben zu Recht bestehen, so würden daraus der Chromosomentheorie ernste Schwierigkeiten erwachsen. Die exakte Halbierung der Erbmasse, die wir für die sich teilenden Geschlechts- und Embryonalzellen postulieren müssen, wäre bei amitotischer Vermehrung unmöglich. Den genannten Angaben gegenüber ist aber, worauf schon Boveri nachdrücklich hingewiesen hat, äußerste Skepsis am Platze. Das Fehlen von Mitosen, gelappte und langgestreckte und in der Mitte eingeschnürte Kerne oder zwei Kerne in einer Zelle sind noch kein Beweis für eine Amitose, geschweige denn

dafür, daß Amitose als normaler Prozeß vorkommt. Die Mehrzahl der Angaben beruht sicher auf falschen oder ungenügenden Beobachtungen. So konnte Ref. für zwei ganz verschiedene Objekte, Honigbiene und *Dinophilus*, deren Ovogonien sich ausschließlich amitotisch vermehren sollten, den Beweis erbringen, daß normalerweise nur mitotische Teilungen erfolgen. In vielen Fällen mögen Bilder vorliegen, die an Amitose erinnern, doch dürfte es sich bei genauerer Analyse nachweisen lassen, daß es sich lediglich um modifizierte Mitosen handelt. Solche Mitosen konnte Verf. künstlich herstellen, indem er die reifenden oder sich furchenden Eier von *Crepidula* anormalen Bedingungen aussetzte (extreme Temperaturen, Seewasser von verschiedener Konzentration, Druck, Kohlensäure, verschiedene andere chemische Substanzen usw.). Er erhielt auf diese Weise die verschiedensten Kernteilungsfiguren, die mehr oder weniger eine Amitose vortäuschten. Er unterscheidet vier Typen. Beim ersten Typus findet eine Verzögerung in der Teilung und Trennung der Tochterchromosomen statt, sie wandern nicht gleichmäßig zu den Polen und bilden infolgedessen keine einheitlichen Tochterkerne, sondern Karyomeren, deren Zahl und Größe entsprechend der Zahl der sich zu einem solchen Teilkern vereinigenden Chromosomen wechselt. Es resultieren Kernformen, wie sie vielfach als fragmentierte, gelappte, langgestreckte, zweigeteilte Kerne usw. beschrieben worden sind. Beim zweiten Typus ist die Teilung der Chromosomen und die Bildung der Tochterkerne nicht von einer Zellteilung gefolgt, so daß eine Zelle mit zwei Kernen entsteht. Von der Lage der beiden Kerne innerhalb der Zelle hängt es ab, ob bei der nächsten Teilung zwei normale Spindeln gebildet werden oder eine tripolare bzw. tetrapolare Spindel. Multipolare Spindeln führen meist zu einer abnormen Entwicklung der betreffenden Zellen. Beim dritten Typus verhindern die äußern Agentien das Selbständigwerden der einzelnen Chromosomen, sie werden als einheitliche Masse geteilt. Daß es sich auch hier lediglich um eine modifizierte Mitose handelt, wird durch das Vorhandensein von Zentrosomen, Strahlungen und Spindelfasern bewiesen. Das gleiche gilt für den vierten Typus, der insofern einer Amitose noch mehr ähnelt, als die Kernmembran nicht aufgelöst wird während der Teilung. Wie bei der Amitose schnürt sich in diesem Falle der Kern in der Mitte durch, jedoch wird im Gegensatz zur Amitose das Chromatinmaterial mitotisch geteilt. Verf. kommt zu dem Schluß, daß alle diese verschiedenen Modifikationen keinen Übergang zur Amitose bedeuten, sondern Mitose und Amitose sind fundamental verschiedene Prozesse. Die Mitose ist der einzige Weg zu einer wirklich gleichen Teilung und Verteilung des Chromatinmateriales, während die Bedeutung der Amitose lediglich in einer Vergrößerung der Kernoberfläche und einer Verteilung des Kernmateriales innerhalb der Zelle beruht.

Nachtsheim (München).

Harvey, E. B. Mitotic division of binucleate cells. Biol. Bull., Vol. XXXVII. 1919. p. 96—100, with 1 plate.

Verschiedentlich sind doppelkernige Zellen im Follikelepithel von Insekten beschrieben worden. Bei *Notonecta* fand Verf. solche Zellen als charakteristisch für das Follikelepithel, das Vas deferens und die Hüllzellen der Spermatogonien. Man hat diese zweikernigen Zellen vielfach als »Beweis« für amitotische Vermehrung betrachtet. Verf. ist der Ansicht, daß ihre Entstehung auf das Ausbleiben der Zellteilung nach einer mitotischen Kernteilung zurückzuführen ist. Die weiteren Teilungen der doppelkernigen Zellen erfolgen mitotisch. Es legen sich gleichzeitig zwei Spindeln an, die völlig getrennt sein können. Sie verhalten sich dann ähnlich, wie der mütterliche

und der väterliche Kern bei der Gonomerie, jedoch besitzt in dem vorliegenden Falle jeder Kern die diploide Chromosomenzahl. Die beiden Spindeln können sich aber auch mehr oder weniger zu einer Riesenspindel mit der doppelten Normalzahl vereinigen. Das weitere Verhalten der Riesenspindeln ist leider nicht ganz klargestellt. Es scheint, daß in der Regel ein Kern in jeder Tochterzelle entsteht, der sich aber dann amitotisch in zwei zerschnürt, von denen Verf. annimmt, daß jeder die für die Spezies charakteristische Chromosomengarnitur erhält. Wenn, wie die Abbildungen vermuten lassen, diese amitotische Teilung erst nach völliger Ausbildung des »Ruhestadiums« eintritt, so ist eine ganz gleiche Teilung wenig wahrscheinlich, wäre aber theoretisch auch nicht notwendig, da ja bei erneuter Teilung durch die Wiedervereinigung der (nunmehr ungleichen) Spindeln die doppelte Normalzahl wiederhergestellt würde. Über die Bedeutung der Doppelkernigkeit spricht sich Verf. nicht aus. Vielleicht hängt sie mit der Funktion der Zellen zusammen.

Nachtsheim.

Smith. B. G. The individuality of the germ-nuclei during the cleavage of the egg of *Cryptobranchus alleghenicnsis*. Biol. Bull., Vol. XXXVII. 1919. p. 246—286, with 9 plates.

Die Untersuchungen geben ein weiteres hübsches Beispiel für Gonomerie. Die morphologisch nicht unterscheidbaren Vorkerne von *Cryptobranchus alleghemiensis*, einem Perennibranchiaten, lagern sich dicht aneinander, verschmelzen aber trotz der langen Dauer dieses Stadiums nicht. Erst etwa 26 Stunden nach der (künstlichen) Besamung erfolgt die Ausbildung der ersten Furchungsspindel, deren Zentren vom Spermazentrum geliefert werden. Bei der Auflösung der Kernmembran ist in der Regel der eine Kern (Eikern? — Ref.) dem andern etwas voraus. Beide Chromosomengruppen bleiben in der Metaphase deutlich getrennt, erst in der späten Anaphase wird häufig die Trennung undeutlich, jedoch entstehen immer zwei Kerne. Die Autonomie der mütterlichen und väterlichen Kernsubstanzen läßt sich ohne Schwierigkeiten bis zu einem vorgerückten Furchungsstadium (späte Blastula) verfolgen. Schließlich geht offenbar eine Vereinigung der beiden Kerne vor sich, doch kann vielfach auch dann noch ihre Doppelnatur nachgewiesen werden: die Kerne sind tief gelappt. Bisweilen hat man den Eindruck, daß sie aus zahlreichen Bläschen bestehen. In der späten Telophase ist dies tatsächlich der Fall, und hin und wieder unterbleibt die Verschmelzung der Karyomeren. Offenbar besteht eine Tendenz nicht nur zum Selbständigbleiben der Gonomeren, sondern auch der einzelnen Karyomeren. — Im allgemeinen Teil stellt Verf. die bisherigen Beobachtungen über Gonomerie zusammen (Haecker, Rückert, Conklin, Moenkhaus u. a.) und diskutiert die Bedeutung dieser Erscheinung für die Theorie der Chromosomenindividualität.

Nachtsheim.

Komai, T. Spermatogenesis of *Squilla oratoria* de Haan. Journ. of Morph., Vol. XXXIV. 1920. p. 307—334, with 51 fig. (3 plates).

Die Hodentubuli von *Squilla oratoria* enthalten Samenzellen auf allen Entwicklungsstadien, die in drei Zonen angeordnet sind. Die äußerste Zone bilden Spermatogonien und junge Spermatozyten im Synizesis-Stadium sowie Nährzellen. In der zweiten Zone findet man die Reifungsteilungen sowie junge Spermatiden, in der dritten ältere Spermatiden. Die reifen Spermatozoen liegen in gedrängter Masse im Vas deferens.

Das Verhalten der Samenzellen bis zur Bildung der Spermatiden wurde nicht im Detail untersucht; es wird nur ein kurzer Überblick gegeben. Die Spermatogonien sind polygonale, scharf begrenzte Zellen mit großem kugeligem oder eiförmigem Kern. Den Kern durchzieht ein Reticulum mit zahlreichen Chromatingranulis von verschiedener Größe. Das Plasma enthält kugel-, hantel- oder spindelförmige »chromatoide Körper« von sehr variabler Größe. Das Zentrosom, ein sehr kleines Gebilde, liegt dicht der Kernmembran an. Ihrer Lage nach werden primäre und sekundäre Spermatogonien unterschieden. Die primären Spermatogonien sind auf eine enge Region beschränkt, die Proliferationszone. Von dort wandern die Spermatogonien in die äußerste Hodenzone und werden zu sekundären Spermatogonien. Die Chromosomen sind eiförmig oder ellipsoid, ihre Zahl beträgt 48. Benachbarte Chromosomen bleiben auch während der Teilung durch Lininfäden miteinander verbunden. Die zwischen den Spermatogonien liegenden Nährzellen sind jenen sehr ähnlich, doch färbt sich ihr Kern dunkler und ist unregelmäßiger in der Form. Beide Zellen haben gemeinsamen Ursprung.

Nach der letzten Spermatogonienteilung tritt ein feines Spirem auf, das dann in die leptotänen Fäden zerfällt. Eine genaue Zählung der Fäden ist unmöglich, doch sind es etwa 48. Die Fäden ballen sich im Zentrum des Kernes zusammen (Synizesis), wobei eine Anordnung zu parallelen Paaren vor sich geht. Nach der Synizesis ist der Längsspalt zwischen den Chromosomenpaaren sehr deutlich. Im Pachytänstadium ist häufig eine bukettartige Anordnung der Fäden bemerkbar. Zelle und Kern wachsen in diesem Stadium beträchtlich. Die Bildung der Tetraden, die die Form von Ringen, Kreuzen oder Stäben haben, wurde nicht genauer verfolgt. In die erste Reifungsteilung treten 24 bivalente Chromosomen ein. Ohne Ausbildung eines Ruhestadiums schließt sich gleich die zweite Teilung an. Der chromatoide Körper zeigt keine Veränderung während der ganzen Wachstumsperiode. Während der Teilung liegt er außerhalb der Spindel.

Nach der zweiten Reifungsteilung bilden die Chromosomen zunächst eine kompakte Chromatinmasse und gehen dann in ein Reticulum über. Die nunmehr beginnende Ausbildung der Spermien ist sehr kompliziert. Durch Verschmelzung einzelner Maschen des Kernreticulums entsteht eine große Vakuole, in die nach einiger Zeit das Chromatin einströmt, dessen Färbbarkeit abnimmt. Schließlich hat der ganze Kern ein feingranuliertes Aussehen, seine Grenze gegen das Plasma ist undeutlich. Außer dem Mitochondrienkörper liegt im Plasma der noch unveränderte chromatoide Körper; selten sind es zwei große und mehrere kleine. Das Zentrosom, das bis dahin in der Nähe der Kernmembran lag, wandert nunmehr in den Kern, von einer hellen Zone umgeben. Im Plasma treten eine oder mehrere Vakuolen auf, die verschmelzen. Die Vakuole vergrößert sich und drückt den Kern zur Seite, der dadurch halbkugelig abgeflacht wird. Durch den Kern wird die Vakuole von dem Mitochondrienkörper getrennt, der auf der entgegengesetzten Seite liegt und den Kern wie eine Cupula umschließt. Die Färbbarkeit des Kernes nimmt auf diesem Stadium wieder zu. Das Zentrosom im Kern teilt sich, der Kern wird eiförmig, dann wieder halbkugelig, doch liegt jetzt die flache Seite gegen die Oberfläche hin. Vom Zentrum beginnend, hellt sich der Kern allmählich auf, bis sein Inhalt ganz homogen erscheint. Dort, wo er die Zellmembran berührt, tritt eine Vorwölbung auf, es bildet sich das Perforatorium. In dieses rückt das proximale Zentrosom ein, nachdem es stäbchenförmige Gestalt angenommen hat, und wird zur Axe des Perforatoriums. Das distale Zentrosom bleibt unverändert im Kernzentrum, liegt häufig aber auch exzentrisch oder zwischen Kern und Perforatorium oder sogar in diesem. Die Kerngröße nimmt ab, die Zellgröße zu, der Mitochondrienkörper legt sich ringförmig um den Kern. Der chromatoide Körper ist in den Spermatiden noch nach-

weisbar, in den reifen Spermien verschwindet er. Ob er degeneriert oder ausgestoßen wird, vermochte Verf. nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Das reife Spermatozoon ist ein kugeliger Körper mit derber Membran und linsenförmigem Kern. Die Größe schwankt zwischen 9 und 11 μ. Der Kopf des Sperminms besteht aus vier Teilen, aus der homogenen Grundsubstanz, aus dem granulösen Perforatorium, sodann aus dem stäbchenförmigen proximalen Zentrosom, das in der Achse des Perforatoriums liegt, sowie aus dem distalen, in eine Vakuole eingeschlossenen Zentrosom.

Der Ansicht von Nichols, daß das Spermium von *Squilla* eine Vorstufe zu dem der Decapoden darstellt, vermag der Verf. nicht zu folgen. Nach seiner Anschauung ist die Ähnlichkeit zwischen Stomatopoden- und Decapoden-Spermium bloß oberflächlicher Natur.

Nachtsheim.

Shaffer, E. L. A comparative study of the chromosomes of *Lachnosterna* (Coleoptera). Biol. Bull., Vol. XXXVIII. 1920. p. 83—103, with 3 plates.

Verf. beschreibt die Spermatogenese einiger Lamellicornier. Außer vier Arten der Gattung *Lachnosterna*, *delata*, *fusca*, *gracilis* und *tristis*, wurden noch zwei weitere Species zu den Untersuchungen benutzt, *Pelidonota punctata* und *Cotalpa lanigera*. Am genauesten wurde *L. delata* studiert, die übrigen Formen zeigten keine wesentlichen Differenzen. Die Hoden bestehen bei allen aus 12 pilzförmigen Körpern, auf jeder Seite des Abdomens drei Paare, die zahlreiche, vom Zentrum allseitig ausstrahlende Follikel enthalten. Im Zentrum findet man die jüngsten Stadien, Urgeschlechtszellen und Spermatogonien. Daran schließen sich die Regionen mit älteren Stadien, junge Spermatocyten, dann Synapsis-Stadien, Reifungsteilungen, Spermatiden und fertige Spermatozoen. Jeder Follikel geht aus einer Urgeschlechtszelle hervor. Amitotische Vermehrung dieser Zellen, die Wieman bei *Leptinotarsa* gefunden haben will, kommt nicht vor.

Die diploide Chromosomenzahl aller untersuchten Species ist 20, einschließlich zweier ungleicher Geschlechtschromosomen (sehr kleines rundes Y und etwas größeres stabförmiges X); die Autosomen sind größer. Die homologen Chromosomen sind häufig zu Paaren angeordnet.

Für die Spermatogonien ist die frühe Ausbildung der Chromosomen charakteristisch. Nach der Teilung entsteht zunächst ein typischer Ruhekern mit chromatischem Reticulum. Sehr bald aber verdichtet sich das Chromatin wieder, es bilden sich große chromatische Blöcke, deren Zahl der diploiden Chromosomenzahl entspricht. Verf. betrachtet sie als »Anlagen« der Chromosomen, als »Prochromosomen«.

Nach der letzten Spermatogonienteilung gehen die Chromosomen in feine Fäden über (Leptotänstadium), die sich gleichmäßig im ganzen Kern ausbreiten. Die nunmehr folgende Paarung der Chromosomen vermochte Verf. im Detail nicht zu studieren, doch glaubt er eine Parasyndese annehmen zu müssen, im Gegensatz zu Miß Stevens, die bei Coleopteren eine Metasyndese beschrieben hat. Die Paarung geht immer während eines typischen Bukettstadiums vor sich, das bei jeder Fixierung zu finden ist, also nicht als Kunstprodukt angesprochen werden kann. Bei Auflösung des Buketts sondern sich die Chromosomenpaare als kurze Fäden (Pachytänstadium), in denen ein Längsspalt sichtbar wird, die Konjugationsebene der homologen Elemente. Jedes Chromosom setzt sich aus Chromomeren zusammen, die auf einem Liningerüst aufgereiht sind. Gegenüberliegende Chromomeren eines Chromosomenpaares haben gleiche Größe und sind durch

feine Lininfäden verbunden. Im Diplotänstadium weichen die homologen Fäden auseinander und wickeln sich sodann umeinander unter Bildung von Ringen und 8förmigen Figuren (Strepsitänstadium). Ein Sekundärspalt wurde nicht beobachtet. Die Fäden lockern sich nunmehr auf, so daß ihre Grenzen nicht mehr scharf zu erkennen sind, jedoch währt dieses Stadium nur kurze Zeit, die Chromosomen verdichten sich wieder, es bilden sich die Reifungstetraden aus. Von den 10 Tetraden weisen in den Reifungsteilungen 5 eine terminale (darunter das Geschlechtschromosomenpaar), 5 eine subterminale Anheftung der Spindelfasern auf; letztere sind die größeren Chromosomen. Die Form der Tetraden ist verschieden (Hufeisen, Kreuze, Ringe). Die Ringtetraden lassen nach des Verf. Ansicht eine sichere Entscheidung über die Reduktionsteilung zu. Sie stellen sich so in die erste Reifungsspindel ein, daß bei der Teilung die beiden Konjuganten getrennt werden, d. h. die erste Teilung ist reduktionell.

Die beiden Geschlechtschromosomen persistieren während der ganzen synaptischen Periode als kompakte Körper. Meist sind sie in besondere Bläschen eingeschlossen. Ihre Vereinigung erfolgt im Gegensatz zu den Autosomen endweise. In der ersten Reifungsteilung werden X und Y getrennt, die zweite ist äquationell. In einem Falle wurde ein Unterbleiben der Trennung beobachtet, so daß eine Zelle XY, die andere kein Geschlechtschromosom erhielt (Non-disjunction). **Nachtsheim.**

Harman, Mary T. Chromosome studies in *Tettigidae*. II. Chromosomes of *Paratettix* BB and CC and their hybrid BC. Biol. Bull., Vol. XXXVIII. p. 213—230, with 3 plates.

Verf. untersuchte die Spermatogenese einiger sehr nahe verwandter Formen von *Paratettix*, die als *Paratettix* BB und CC bezeichnet werden; außerdem kam der Bastard BC zur Untersuchung. Bei beiden reinen Formen wie bei dem Bastard weisen die Spermatogonien 13 Chromosomen auf, die in der Mitose meist paarweise angeordnet sind. Das Geschlechtschromosom ist größer als die beiden kleinsten Paare, jedoch kleiner als die übrigen, es ist eiförmig und hat eine schwache Einschnürung in der Mitte. Die Autosomen lassen sich ihrer Größe nach in drei Klassen einteilen. Zwei Paare übertreffen die andern an Größe beträchtlich, die kleinste Klasse bilden drei Paare, ein Paar nimmt eine intermediäre Stellung ein. Die sechs kleinsten Chromosomen sind an dem einen Ende abgerundet, am andern, das in der Äquatorialplatte immer gegen das Zentrum gerichtet ist, laufen sie spitz zu. Dies ist sowohl bei BB wie bei CC der Fall, doch unterscheidet sich das dritte der kleinsten Chromosomenpaare bei den beiden Formen in ganz charakteristischer Weise. Bei CC sind die beiden Elemente dieses Paares an den spitzen Enden hakenförmig oder in einem spitzen Winkel umgebogen. Der Bastard BC hat, wie zu erwarten, nur ein Hakenchromosom.

Nach der letzten Spermatogonienteilung lockern sich die Chromosomen auf, nur das X-Chromosom bleibt kompakt. Die Chromosomen vereinigen sich nunmehr endweise, und es entsteht ein feiner kontinuierlicher Faden, der sich zusammenballt, doch fehlt eine ausgesprochene Polarisation der Schleifen des Spirems, es ist mehr ein wirrer Knäuel. Während Zelle und Kern intensiv wachsen, wird der Chromatinfaden dicker, der Knäuel lockert sich auf, und schließlich zerfällt der Faden in einzelne Stücke, insgesamt 12, die diploide Zahl, vom X-Chromosom abgesehen, das während der ganzen Wachstumsperiode seine kompakte Form beibehält. Nach Wiederherstellung der diploiden Chromosomenzahl sollen die Chromosomen sich paarweise vereinigen, und zwar

wieder metasyndetisch. Zu gunsten einer Parasyndese lasse sich keine Beobachtung geltend machen, ein Längsspalt fehle. Ref. ist der Ansicht, daß aber auch für eine Metasyndese der Beweis nicht erbracht wird. Zur Entscheidung einer heute so wichtigen Frage genügen Abbildungen die von der Verf. gegebenen wie, die überdies nicht für eine günstige Fixierung der Objekte sprechen, nicht. Natürlich gilt das Gleiche auch für den, der eine parallele Konjugation beweisen will.

Die konjugierten Chromosomen kondensieren sich zu Tetraden und treten in die erste Reifungsteilung ein, die eine Reduktionsteilung ist. Das X-Chromosom, das an der Peripherie der Spindel liegt und bei der Polwanderung häufig den Autosomen vorauseilt, bleibt ungeteilt. Die zweite Teilung ist für alle Chromosomen eine Äquationsteilung.

Mit dem Fehlen einer parallelen Konjugation bei *Paratettix* steht nach Verf. das völlige Fehlen von Crossing-over bei dieser Form in Einklang. Nach den Untersuchungen von Nabours vererbt sich das gesamte Zeichnungsmuster bei dieser Heuschrecke wie ein einheitlicher Faktor. Dies könnte, worauf schon Morgan hingewiesen hat, auch durch die Annahme erklärt werden, daß die das Zeichnungsmuster bedingenden Faktoren »identical loci« haben daß sie mit anderen Worten alle in einem Chromomer liegen. Jedenfalls beweisen die bisherigen Experimente von Nabours noch nicht das Fehlen von Crossing-over überhaupt, wie es bei dem von der Verf. beschriebenen Konjugationsmodus der Fall sein müßte. Bei der verwandten *Apotettix* stellte Nabours Crossing-over in beiden Geschlechtern fest. Die zytologischen Verhältnisse dieser Gattung sind bisher nicht untersucht. Verf. vermutet, daß hier die Konjugation parasyndetisch erfolgt. Ein so prinzipiell verschiedenes Verhalten der Chromosomen bei nahe verwandten Formen hält indessen Ref. a priori für sehr unwahrscheinlich. Immerhin wäre ein genauer Vergleich der Spermatogenese und Ovogenese der beiden Gattungen und eine Fortsetzung der Vererbungsexperimente sehr erwünscht.

Nachtsheim.

Schrader, F. Sex determination in the White-fly (*Trialeurodes vaporariorum*). Journ. of Morph., Vol. XXXIV. 1920. p. 266—305, with 4 plates (36 fig.).

Trialeurodes vaporariorum, eine auf verschiedenen Solanaceen lebende Mottenlaus, kommt in zwei Rassen vor. Bei der einen Rasse (Amerika) entstehen die Männchen parthenogenetisch, die Weibchen aus befruchteten Eiern. Die andere Rasse (England) pflanzt sich anscheinend rein parthenogenetisch fort und besteht wahrscheinlich nur aus Weibchen, doch wäre auch an das Vorkommen von Heterogonie zu denken. Verf. untersuchte die zytologischen Verhältnisse der amerikanischen Rasse, deren Geschlechtsbestimmung nach dem Hymenopterentypus erfolgt.

In die erste Reifungsteilung des Eies — die Ovogenese wurde nicht studiert — treten elf Tetraden ein, die ursprünglich typischen Tetradencharakter zeigen, im Stadium der Metaphase sich aber derart kondensiert haben, daß jede Tetrade als einheitliches Gebilde erscheint. Die Größenunterschiede zwischen den mehr oder weniger kugelförmigen Tetraden sind gering, doch ist deren Anordnung in der Äquatorialplatte wahrscheinlich immer eine ganz bestimmte. Normalerweise verharrt die erste Reifungsspindel bis zur Ablage des Eies auf dem Stadium der Metaphase, doch kann bisweilen, falls die Ablage hinausgeschoben wird, das Stadium der Anaphase erreicht werden. Elf Dyaden gelangen an jeden Pol. Der erste Richtungskörper bleibt unter der Peripherie des Eies liegen und schickt sich ebenso wie der Eikern gleich zur zweiten Teilung

an, hinter dessen Teilung er allerdings etwas zurückbleibt. Die drei Richtungskörper sind noch eine Zeitlang unter der Oberfläche des Eies sichtbar und gehen dann zugrunde. Der Eikern wandert nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung ins Eiinnere, die elf in ihm verbleibenden Chromosomen lockern sich auf, doch kommt es nicht zu einem vollständigen Ruhestadium; die Zahl der Chromosomen ist auch jetzt noch nachweisbar.

Ist das Ei unbesamt geblieben, so bildet sich im Zentrum des Eies der Eikern zur ersten Furchungsspindel um, in die elf längliche Chromosomen eintreten, die haploide Zahl. Diese wird während der ganzen Entwicklung und auch in der Imago beibehalten, wie an den verschiedensten Somazellen ohne Schwierigkeit festgestellt werden kann.

In den besamten Eiern läßt sich anfangs der zwischen den Dotterschollen liegende und sich ebenso wie diese färbende Spermakopf sehr schwer nachweisen. Erst bei Umwandlung in den männlichen Vorkern wird er deutlich. Die Kopulation der beiden gleich großen Vorkerne geht im Zentrum des Eies vor sich. Vor der Ausbildung der ersten Furchungsspindel verschmelzen sie zu einem einheitlichen Kern. Die Furchungsspindel weist 22 längliche Chromosomen auf, die diploide Zahl.

Die Untersuchung der Spermatogenese ist nicht leicht, da die Zellen sehr klein sind und die Chromosomen die Tendenz zeigen, sich zusammenzuballen. In den Spermatogonienmitosen findet sich wieder die haploide Chromosomenzahl. Die einzige Reifungsteilung ist eine Äquationsteilung. Die synaptischen Phänomene und Vorgänge, die auf eine Wachstumsperiode der Spermatozyten hinweisen, fehlen vollständig. Auch wird nicht der Ansatz zu einer zweiten (bzw. ersten) Reifungsteilung — wie bei den Hymenopteren — gemacht. Die einzige Spermatozytenteilung gleicht vollständig einer Spermatogonienteilung, so daß die Frage aufgeworfen werden kann, ob man überhaupt von einer »Reifungsteilung« sprechen soll. Aus allen Spermatiden gehen funktionsfähige Spermatozoen hervor — weibchenbestimmende Samenfäden.

Unbegattet gebliebene Weibchen sind — ebenso wie die unbegattet gebliebenen Bienenköniginnen — nur zur Erzeugung von Männchen befähigt. Das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen eines begatteten Weibchens ist sehr variabel. Wie bei den Hymenopteren so scheint auch bei *Trialeurodes vaporariorum* die Besamung oder Nichtbesamung der abzusetzenden Eier von den Weibchen willkürlich geregelt werden zu können.

Über die zytologischen Verhältnisse der englischen Rasse ist nichts bekannt. Verf. äußert verschiedene Vermutungen, wie sie sein könnten. Ref. hält einen Ausfall der Reduktion bei der Eireifung und anschließende diploide Parthenogenese für am wahrscheinlichsten.

Über die Zellen des Myzetoms werden einige kurze Angaben gemacht

Im allgemeinen Teil werden die bisherigen Ergebnisse über haploide und diploide Parthenogenese zusammengestellt.

Nachtsheim.

Foot, Katherine. Preliminary note on the spermatogenesis of *Pediculus vestimenti*. Biol. Bull., Vol. XXXVII. 1919. p. 371—384, with 2 plates.

Im Verlaufe von Untersuchungen über die Biologie der Kleiderlaus fand Verf. Gelegenheit, auch einige Beobachtungen über die bisher nicht studierte Spermatogenese von *Pediculus vestimenti* zu machen. Da gerade die Hemipteren so außerordentlich günstige Objekte für Chromosomenstudien sind, erschien die Untersuchung sehr ver-

lockend. Die Chromosomen erwiesen sich aber als sehr klein. Wahrscheinlich ist zehn die diploide Chromosomenzahl, wenigstens ergaben Zählungen der Spermatogonien-Chromosomen diese Zahl. Es ist möglich, daß in den somatischen Zellen eine Verdoppelung der Normalzahl eintritt. Das Männchen besitzt ein ungleiches Geschlechtschromosomenpaar (X Y). Die erste Reifungsteilung ist für dieses Paar eine Äquations-, die zweite eine Reduktionsteilung. Aus der Entwicklung der Spermatide in das reife Spermatozoon ist bemerkenswert, daß jedes Spermium einen doppelten Schwanzfaden besitzt.

Nachtsheim.

Federley, H. Beiträge zur Kenntnis der Säugetiergametogenese. I. Die Spermatogenese von *Mus silvaticus* L. Acta soc. scient. Fennicae. T. XLVIII. 1919. p. 1—37, mit 1 Taf. und 1 Textfig.

Die Metamorphose der Spermatogonien in Spermien erfolgt bei der Waldmaus nicht allmählich und kontinuierlich, sondern stoßweise. So findet man z. B. in einem Tubulus nebeneinander: 1. das Diplotänstadium, 2. unmittelbar daneben Spermatozyten zweiter Ordnung, 3. wieder unmittelbar daneben lauter Metaphasen der zweiten Reifungsteilung, 4. runde Spermatiden usw., es fehlen immer vermittelnde Übergänge.

Die Sertolischen Zellen sind durch ihre größeren Kerne von den Spermatogonien leicht zu unterscheiden. Die Kerne sind von länglicher Gestalt und besitzen ein schaumiges Karyoplasma, einen großen runden Nukleolus sowie zwei »Chromatinnukleolen« von bestimmter Größe und runder Form. Die Spermatogonienkerne sind länglich oder schwach abgeplattet und erfüllt von chromatischen Brocken, die durch feine Fäden verbunden sind. Die Chromosomenzahl konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden, beträgt aber jedenfalls über 30. Amitosen, wie sie Regaud für die Spermatogonien der Ratte beschrieben hat, konnte Verf. ebensowenig finden wie Duesberg und van Hoof.

Nach der letzten Spermatogonienteilung tritt ein Retikulum im Kern auf, das aber von kurzer Dauer ist. Es macht dem Leptotänstadium Platz. Dieses ist so undeutlich, daß sich nicht entscheiden ließ, ob ein einheitliches Spirem oder Einzelchromosomen vorhanden sind. Eine typische Synizesis fehlt, wenigstens kommt eine einseitige Orientierung der pachytänen Fäden gegen das Idiozom nicht regelmäßig vor, ein Verhalten, das anscheinend für alle Säugetiere charakteristisch ist. Starke Zusammenballung des Kerninhaltes ist ein Zeichen schlechter Fixierung. Im amphitänen Stadium erfolgt die parasyndetische Vereinigung der Chromosomenpaare. Auch ein typisches Bukettstadium ist nicht vorhanden. Die Duplizität der Fäden, die im Pachytänstadium nicht zu erkennen war, ist im Diplotänstadium sehr deutlich. Durch Auseinanderweichen der beiden Komponenten tritt ein weiter Spalt auf. Da dabei häufig die Enden vereinigt bleiben, kommen vielfach Ringe zustande. Sehr oft sitzen an den Enden der Chromosomen »Nukleolen«, die Verf. als abgeflossenes Trophochromatin betrachtet.

Die weiteren Vorbereitungen zur Reifung laufen sehr rasch ab. Die Chromosomen verkürzen sich und werden dabei dicker, die Chromosomenkomponenten verschmelzen zu einem einheitlichen Körper. Am häufigsten sind Metaphasen. Die Spindel ist sehr unregelmäßig gestaltet, eine exakte Feststellung der Chromosomenzahl fast unmöglich. Anaphase und Telophase bieten etwas klarere Verhältnisse. Die (haploide) Chromosomenzahl ist etwa 22. Eine sekundäre Verbindung der Chromosomen nach der ersten Reifungsteilung, wie sie vielfach bei Säugetieren zu beobachten ist, erfolgt nicht.

Im Leptotänstadium tritt ein intranuklearer Körper auf, der während der ganzen Wachstumsperiode nachweisbar ist. Er ist ein kleines, kompaktes, peripher gelegenes Gebilde von homogener Substanz, das sich mit Eisenhämatoxylin weniger intensiv färbt als die Chromosomen. Im Amphi- und Pachytänstadium nimmt es an Größe zu und legt sich dann als abgeplatteter ovaler Körper der Kernwand an. In der Prophase ist der Körper von den Chromosomen nicht zu unterscheiden. Verf. diskutiert des längeren die Möglichkeit, ob es sich hier um ein X-Chromosom (oder eventuell auch um zwei Geschlechtschromosomen) handelt. Für den Heterochromosomencharakter dieses intranuklearen Körpers sprechen 1. seine Farbreaktion, 2. sein Kompaktbleiben während der ganzen Wachstumsperiode, echte Nukleolen verschwinden vor der Synapsis, und 3. wurden Bilder gefunden, die darauf hindeuten, daß die erste Reifungsteilung eine Heterokinese ist. Trotzdem möchte Verf. die Frage, ob die Waldmaus im männlichen Geschlecht ein Geschlechtschromosom (bzw. zwei) besitzt, zunächst noch offen lassen. Ref. erscheint die Vorsicht, die Verf. hier walten läßt, fast zu groß zu sein. Beobachtungen an Säugetieren, deren Chromosomenverhältnisse günstiger sind (vgl. z. B. die folgende Besprechung) führen doch immer mehr zu der Erkenntnis, daß auch bei Säugetieren Geschlechtschromosomen vorkommen, die sich ähnlich verhalten wie die der Insekten, und daß das männliche Geschlecht das heterogametische ist, womit ja auch die Beobachtungen über geschlechtsgebundene Vererbung harmonieren.

Die Zentriolen sind bei der Waldmaus sehr unscharf und äußerst klein. Das Idiozom wird zuerst im Pachytänstadium gefunden; es ist ein homogener, scharf begrenzter Körper. Im Diplotän-, bisweilen schon im Pachytänstadium erscheint ein »chromatoider Körper«, der bald kreisrund oder eiförmig, bald unregelmäßig gestaltet ist, häufig ist er vakuolisiert. Er zeigt Fettreaktion.

Aus dem allgemeinen Teil seien noch die Ausführungen des Verf. zum Reduktionsproblem hervorgehoben. In seiner Arbeit über die Chromosomenverhältnisse der *Pygaera*-Bastarde hatte er sich als Anhänger der Annahme einer Metasyndese bekannt. Heute rechnet er sich — wie so viele — zu den »Bekehrten«. Für die Waldmaus beschreibt er, wie oben angegeben, eine Parasyndese. Außerdem hat er sich aber auch, wie er schreibt, «davon überzeugen können, daß auch in der Ordnung Lepidoptera die Reduktion die Folge einer Parasyndese ist«.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß dem Verf. die zweite große Arbeit von Regaud (1910) über die Spermatogenese der Ratte entgangen ist. Um so erfreulicher ist die weitgehende Übereinstimmung in den Ergebnissen der beiden Autoren. Die Abbildungen sind zum Teil so ähnlich, daß man glauben könnte, es handele sich um ganz das gleiche Objekt. Den »intranuklearen Körper« hat Regaud als »Lenhossékschen Körper« beschrieben. Auch er spricht sich über die Bedeutung des Gebildes nicht mit Bestimmtheit aus, doch scheinen mir auch seine Beobachtungen sehr zu gunsten einer Heterochromosomennatur zu sprechen.

Nachtsheim.

1



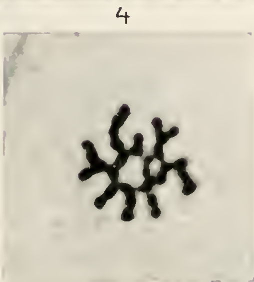
2



3



4



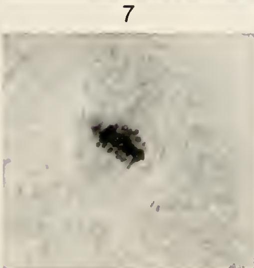
5



6



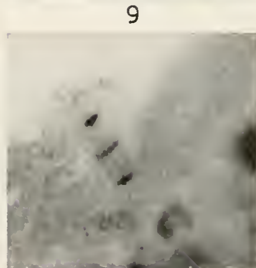
7



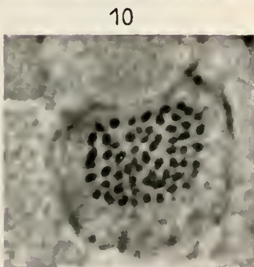
8



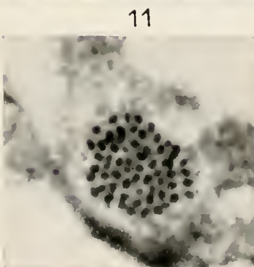
9



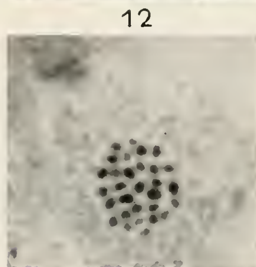
10



11



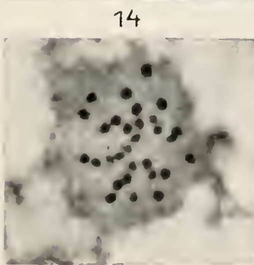
12



13



14



15



Seiler.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Kolliner. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Fig. 1.

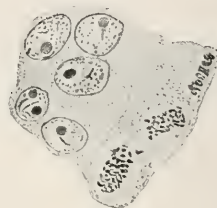


Fig. 2.



Fig. 5.

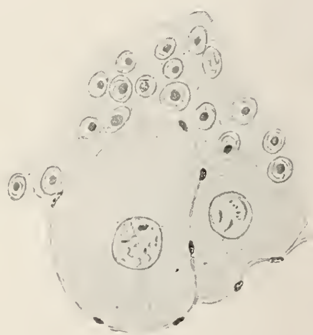


Fig. 6.

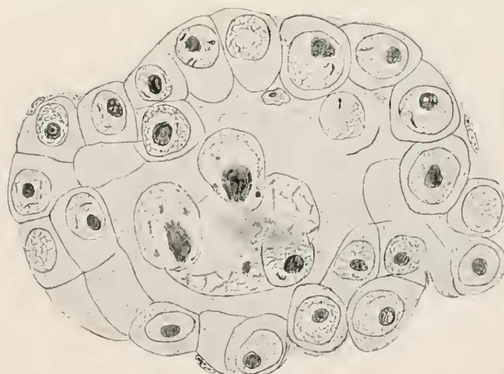


Fig. 9.

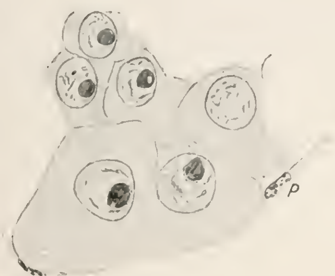


Fig. 4.

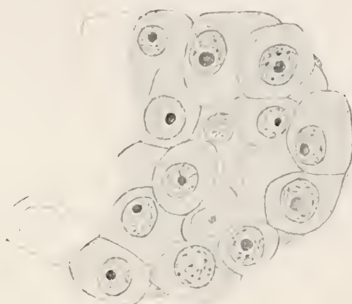


Fig. 3.



Fig. 7.

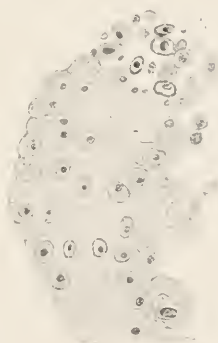


Fig. 8.



Fig. 8 a.

Fig. 10.

ngelmann in Leipzig.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
a
b
15
16
17
18
a
b


19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38


39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Inhalt des 2. Heftes.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
2. DIREKTOR DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM



SECHZEHNTER BAND
DRITTES HEFT
MIT 29 TEXTFIGUREN UND 2 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 11. APRIL 1922



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1922

Preis: M. 172.—

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem**, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.—* für den Druckbogen und 40 Sonderdrucke. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und *druckfertig* einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und diese müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besonderen* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 3. Heftes.

Weitere Studien über die Oogenese des Dendrocoelum lacteum.

III. Die Konjugationsfrage der Chromosomen in der Literatur und meine Befunde.

Von

Privatdozent J. Gelei.

(Aus dem Zoologischen Institute der Universität Kolozsvár und Würzburg).

Mit 1 Textfigur.

Inhaltsverzeichnis.

Einführung.

Die vorangehende Studie II enthält überwiegend Berichte über die eigenen Beobachtungen an *Dendrocoelum.* Die dort dargelegten Ergebnisse berühren aber verschiedene Zweige der Zytologie; daher habe ich mich entschlossen, diese Frage in Verbindung mit den allgemeinen Gesichtspunkten und literarischen Besprechungen des Konjugationsproblems in einer selbständigen Studie zu behandeln. Ich werde dabei nicht auf eine vollständige Berücksichtigung der einschlägigen Literatur abzielen, sondern nur die wichtigsten Theorien der verschiedenen Autoren an Hand meiner Resultate einer Kritik unterziehen. Eingehender werde ich nur die Literatur der Chromosomenkonjugation berücksichtigen, um in meiner früheren Arbeit (1913) Versäumtes nachzuholen.

I. Die Nomenklatur der Chromosomenkonjugation.

Zu gleicher Zeit haben im Jahre 1907 A. und K. E. Schreiner und Häcker eine Nomenklatur für die Entwicklungsperiode der Geschlechtszellen eingeführt. Schreiners teilen die Reifungsperiode (Ovozyten I. und II. Ordnung) oder Maiosis (nach Farmer und Moore) in die Konjugationsperiode (*A*), die Wachstumsperiode (*B*), die Periode der Reifungsteilungen (*C*) und die Umbildung (*D*) ein. Die Häckersche Terminologie ist insofern vollständiger als sie bei der Einteilung der Prozesse von den Umwandlungen des Chromatins als einheitlicher Grundlage ausgeht und weil sie auch detaillierter ist. Häcker unterscheidet eine Präsynapsis und eine Synapsis, mit Syndesis und darauffolgender Diakinesis. Die Diakinesis fällt mit der Wachstumsperiode Schreiners, die neuerdings eigentlich als zweite Wachstumsperiode bezeichnet wird, zusammen. Die Konjugationsperiode von Schreiners umfaßt die Präsynapsis und Syndesis nach Häcker. Bezüglich der näheren Bestimmung der Begriffe sei auf Häckers Originalarbeit (1907 S. 71—74) hingewiesen.

Obwohl die Einführung von neuen Namen an Stelle von gewohnten alten oft Verwirrung hervorrufen kann, versuchte ich trotzdem schon in der Studie II eine einfache einheitliche Nomenklatur für die Bezeichnung der Veränderungen und charakteristischen Zustände in den Oo- und Spermatozyten vorzuschlagen: Da die Haupterscheinung während diesen Umwandlungen die Chromosomenpaarung oder die numerische Scheinreduktion der Chromosomen ist, wofür Häcker 1904 den Namen Syndesis eingeführt hat, möchte ich die Bezeichnungen der einzelnen Phasen der Oo- und Spermatozytenentwicklung aus diesem Wort bilden. So möchte ich eine Präsyndesis und Syndesis unterscheiden und die

Syndesis wieder in zwei Perioden teilen: eine Eusyndesis (Ablauf der Konjugation und darauf folgender Diplonemazustand) und eine Chalasthosyndesis (gleichwertig der Diakinesis). — Die Präsyndesis käme an die Stelle von Präsynapsis. Die Gründe dafür, warum ich die Bezeichnung Präsynapsis nicht ganz zutreffend finde, sind folgende. Vor allem wissen wir bei Tieren, wo keine Synapsis beobachtet worden ist, nicht, wohin das Ende eines präsynaptischen Zustandes zu setzen ist. Man müßte außerdem nach Häcker (1907, S. 72) unter Präsynapsis »das auf die letzte Teilung der Urkeimzellen unmittelbar folgende Ruhe- oder Kerngerüststadium« verstehen. In manchen Fällen ist aber auch über die synaptische Kontraktion des Kerngerüstes berichtet worden. Damit stünden wir vor der Schwierigkeit, die Synapsis als einen Teil der Präsynapsis bezeichnen zu müssen. Weiterhin ist der Begriff der Synapsis eine unbestimmte und noch dazu zweideutige Bezeichnung; zeitlich unbestimmt, weil — sofern man eine Zusammenballung des Chromatins darunter versteht —, dies sowohl im Kerngerüst wie im leptotänen und diplotänen Zustande auftreten kann; sachlich unbestimmt, weil man nicht auf alle Fälle entscheiden kann, ob der vermeinte Zustand wirklich anwesend, oder nur infolge ungeeigneter Behandlung aufgetreten ist. Zweideutig ist der Name, weil er zuerst nur eine Syndesis, also die Konjugation selbst, bedeutete, sich später aber in den allgemeinen Sprachgebrauch als kurzer Ausdruck für die einseitige Zusammenballung des Chromatins einbürgerte. Ich will die Synapsis aus der Literatur nicht streichen, wie manche das tun wollen, sondern ich will sie als einen physiologischen bzw. als einen mikrotechnischen Begriff für die einseitige Zusammenballung des Chromatins (also gleich mit Synicesis McClung) beibehalten. — Die Präsyndesis wäre also die erste Phase der Oozytenentwicklung, einschließlich der Kernrekonstruktion, die eventuell vorkommende Synapsis und das Leptonemastadium bis zum Auftreten der ersten Konjugantenpaare im Schleifenbukett. —

Mit Syndesis möchte ich nicht nur den Akt der Konjugation, sondern die ganze Phase, während der die Chromosomen in reduziertem Zustande vorkommen, also das ganze diplotäne und schistotäne (strepsitäne) Stadium der Chromosomen bis zur Metakinese der Reduktionsteilung bezeichnen. Es gehört also, wo die zweite Reifeteilung als Reduktionsteilung angegeben ist, auch die erste in diese Phase. Die Bezeichnung Syndesis ist darum berechtigt, weil während dieser ganzen langen Periode die Chromosomen sich immer in syndetischem Zustand befinden. In der ersten Hälfte dieser Phase ist aber das Verhältnis der Komponente der Paare viel enger und bedeutungsvoller, als in der zweiten. Daher unter-

scheide ich diese als Eusyndesis, das ist das diplotäne Stadium bis zur Desorientierung des Schleifenbuketts und zur Spaltung der Chromosomen. In der letzten Phase, in der Diakinese nach Häcker oder dem Schistonemastadium (Strepsinemastadium) der Chromosomen, stehen die Paare lose, aufgelockert, die Hälften nur an einigen Stellen verbunden nebeneinander, daher schlage ich dafür den Namen Chalasthosyndesis (*χαλασθαι*, sich lockern, *χαλασμα*, ein gelassener Zwischenraum) vor.

Wie ich in der Studie II ausgeführt habe, besagt das Bukett oder Bukettstadium für den orientierten Zustand der Chromosomen wenig, daher schlage ich dafür Schleifenbukett, Schleifenstrauch oder Kokardestadium vor.

Die für die Fadenchromosomen und Chromosomenpaare eingeführten Bezeichnungen sind alle zutreffend, wie Leptonema oder Leptotän-, Diplonema oder Diplotän-, Pachynema oder Pachytän-, Zygonema oder Zygotänfäden. Nur mit den Namen Strepsinema oder Strepsitänfäden bin ich nicht ganz einverstanden. Bei *Dendrocoelum* sahen wir nämlich aufs deutlichste, daß hier die Achter- oder Schopffiguren nicht durch eventuelle mehrmalige Drehung der angeblich ringförmigen Paare, sondern durch eine mehrmals unterbrochene Spaltung entstanden sind. Daher möchte ich diese Figuren als schistonematisch, das Stadium als Schistonemastadium, die Fäden als schistotän bezeichnen.

II. Befunde während der letzten oogonialen Teilung.

Die Studien der oogonialen Mitosen haben folgendes ergeben: 1. In der Prophase treten im Knäuel viel kürzere Chromosomen auf, wie in entsprechenden früheren Prophasestadien der Oozyten (Leptotänstadium), 2. unter den verschieden langen Oogonienchromosomen läßt sich eine doppelte Chromosomengarnitur mit jeweilen paarigen gleichlangen Chromosomen feststellen, wie es bei andren Objekten seit den Untersuchungen von Montgomery (1901) und Sutton (1902) hinreichend bekannt geworden ist.

III. Besprechung der Präsyndesis.

a. Bemerkungen zum Kernruhestadinm der jungen Oozyten.

In meiner früheren Arbeit (1913, S. 69—72) habe ich aus Mangel an Beobachtungen irrtümlich angenommen, daß in den jungen *Dendrocoelum*-Oozyten kein Ruhekern auftritt. Meine eingehenden Untersuchungen haben nun das Gegenteil bewiesen. Und man kann auch wohl im allgemeinen annehmen, daß, nachdem auch das Chromatin der Oozyten vor der Prophase eines Wachstums auf das Doppelte bedarf, hier auch eine

Ruhekernperiode, die die Möglichkeit eines Wachstums bedingt, eintreten muß.

Die in der Studie II beschriebenen Vorgänge, die uns die Chromosomen bei der Oozytenkernrekonstruktion zeigten, das Fadenwerk, das sie durch Fortsatzbildung zustande brachten, erinnern uns lebhaft an die Verhältnisse, die C. Rabl (1885) in der Salamanderhaut und Boveri bei der weiblichen Vorkernbildung in *Ascaris* (1888, S. 29—38) gefunden haben. Bekanntlich veranlaßten letzteren die hier beobachteten Erscheinungen die Chromosomen mit Rhizopodien zu vergleichen, weil das Kerngerüst aus den Chromosomen dadurch hervorgeht, daß diese vollständig in Fortsätze aufgehen und dadurch auch in Nachbargebiete einzweigen bzw. durch Anastomosen sich verfilzen, wodurch sowohl die Grenzen der einzelnen Chromosomengebiete als auch der mittlere Teil der Chromosomen verschwinden. Meine Befunde ergeben die vollständige Berechtigung dieses Vergleichs. Wenn wir doch Unterschiede finden, so sind diese sehr geringfügig.

So hat z. B. Boveri unter den jungen Chromosomen sehr frühzeitig aufgetretene Anastomosen beobachtet. Auch die Seitenzweige derselben Chromosomen sah er in sekundäre Verbindung treten. Durch diese Brücke zwischen Nachbarchromosomen und Nachbarzweigen tritt dann im Kern ein kontinuierliches Netz- oder Gerüstwerk auf. Hier bemerkt Boveri über das Chromosom: »Nicht Strukturveränderungen also (wenigstens keine sichtbaren) erleidet dieses bei seinem Übergange in das Gerüst, sondern nur Formveränderungen . . . .« (S. 34). Ich konnte weder die Anastomosen zwischen den Chromosomen, noch die sekundären Verbindungen unter den artgleichen Chromosomenfortsätzen sicher feststellen. Dies hängt aber mit der Feinheit der Gebilde bei meinem Objekt zusammen, und daher will ich aus dem negativen Befund das Vorhandensein der sekundären Verbindungen nicht ausschließen. Wie die Fig. 12 (Studie II, Taf. I) zeigte, stehen die Chromosomen anfänglich selbständig einander gegenüber. Die schon etwas entwickelten Seitenfortsätze sind aber so dünn, sie stehen so dicht nebeneinander, daß man sie nicht scharf unterscheiden kann. In dem gleichmäßig verteilten Zustande des Chromatins sind diese Fäden wieder so dünn, daß man deswegen genaueres über ihr gegenseitiges Verhalten nicht aussagen kann. Berechtigt bin ich also nur so viel zu sagen, daß das Chromatin auf den Höhepunkt seiner Verteilung ein durcheinander geflochtenes Fadenwerk bildet, welches weder eine Gerüst- noch eine Netzstruktur ausschließt. — Boveri konnte in dem Gerüst der Vorkerne keine weitere Struktur des Chromatins auffinden, unsre fadenartigen Gebilde sehen aber gekörnelt aus. Boveri

hat weiterhin (S. 50—51) beobachtet, daß nach dem Ruhezustand beim Entstehen der neuen Chromosomen im Kerngerüst sich zuerst einzelne dicke Stränge herausdifferenzieren, die später beim Zusammenziehen des Gerüstes zu Verdichtungszentren des Chromatins werden. Derartige, von Anfang an unterscheidbare zentrale Stränge treten in den *Dendrocoelum*-Oocyten für die Chromosomen nicht auf. Hier ziehen sich die Chromatinfortsätze allmählich und gleichmäßig ein, so daß man ziemlich spät die den späteren Chromosomen entsprechenden mittleren Stränge unterscheiden kann. — Über eine der Boverischen Beschreibung vollständig entsprechende Struktur der Ruhekerne und über die entsprechende Ausbildung der Chromosomen in Vermehrungszellen haben Schreiners bei Myxine (1908 *b*, S. 452, 453) berichtet.

Sehr wichtig sind die Befunde Schreiners bezüglich der Ruhekerne der Spermatozyten, die sie bei *Tomopteris* und daran anknüpfend bei *Salamandra* gemacht haben. Sie haben nämlich besonders am ersten Objekt (1908, S. 13, 1908 *b*, S. 23—24) klar gezeigt und mit vielen Bildern (1906 *a*, Pl. I, Fig. 13—18, 1908 *b*, Pl. I Fig. 1—5) illustriert, daß in den jungen Spermatozyten die Chromosomen nicht vollständig aufgelockert werden, sondern der Prozeß nur so weit geht, bis vorspringende Nachbarteile der nebeneinander liegenden Chromosomen sich eben berühren. Sie konnten annähernd auch immer feststellen, daß auch während der Kernruhe ungefähr 18, also die Normalzahl von Chromosomenbügeln bestehen bleiben. Weil die Chromosomen bei *Tomopteris* in den späteren Stadien außerordentlich klar zu verfolgen sind, konnten sie eine vollständige Kontinuität derselben zwischen je zwei Teilungen feststellen. Dieser Befund ist ein sehr wertvoller Beweis einmal für die Individualität der Chromosomen, anderseits gegen die bereits in den neunziger Jahren gemachte und noch immer behauptete Äußerung O. Hertwigs, wonach die Chromosomen nur vorübergehende, durch äußere Kräfte für die kurze Zeit der Kinese hervorgebrachte Bildungen wären.

Bei *Spinax* (1906, S. 439) haben Schreiners in den Spermatozyten echte Ruhekerne gefunden, denen die Zustände in den *Dendrocoelum*-Oo- und Spermatozyten entsprechen.

b. Über die Einleitungsphase der Konjugation.

(Knäuelstadium, Orientierung, leptotänes Schleifenbukett.

Aus meinen Beobachtungen und aus den Angaben der Literatur können wir ableiten, daß man eine Vorbereitung der Chromosomen zur Konjugation aus folgenden drei Erscheinungen folgern muß: 1. Ausbildung

langer fadenartiger Chromosomen, 2. Vereinigung aller Chromosomenenden auf ein engeres Feld (Orientierung der Chromosomen), 3. Heranreifen der Chromosomen zu der Konjugation, d. h. ausgeprägte Differenzierung einer charakteristischen regelmäßigen Körnchenstruktur.

Man kommt zur Erkenntnis dieser für die Einleitung der Konjugation spezifischen Merkmale in erster Hinsicht dadurch, daß sie alle Erscheinungen und Umgestaltungen im Zellenleben sind, die nirgend anderswo in sich teilenden Zellen vorkommen. Es lassen sich also Oo- und Spermatozyten schon dadurch scharf allen andern Zellen gegenüber stellen. Daß die zeitliche Aufeinanderfolge der Vorbereitungserscheinungen und der Konjugation selbst als eine kausale Beziehung gelten muß, ist damit allerdings noch nicht bewiesen. Die Annahme eines solchen kausalen Zusammenhanges ist aber auch in physiologischen Momenten begründet. Denn wir wissen, daß erst die beträchtliche Verlängerung der Chromosomen eine leichte und innige Berührung zwischen sämtlichen Komponenten beider homologen Chromosomengarnituren ermöglicht. Wir wissen nun aus der Studie II auch, daß der orientierte Zustand den Chromosomen eine erhöhte Bewegungsmöglichkeit bietet, und vor allem eine enge Nachbarschaft der Fädenenden untereinander möglich macht. Wir haben dort auch weiter erfahren, daß erst die regelmäßige Anordnung der Chromiolen eine Konjugation homologer Chromosomenteile und damit gleicher Erbanlagen ermöglicht. All dies sind Erscheinungen, die nur im Sinne einer Vorbereitung zur Konjugation gedeutet werden können.

Zur Klärung dieser Fragen können wir *Dendrocoelum* als ein überaus günstiges Material bezeichnen, das sogar dem von Schreiners mit Recht gelobten *Tomopteris* weit überlegen ist. Bei *Tomopteris* treten nämlich vor der Konjugation keine wohlbegrenzten glatten Fäden, sondern, wie aus der Beschreibung und den Abbildungen der Autoren (1908 *a*, Pl. I Fig. 18—20; 1908 *b*, Pl. I Fig. 9—12) zu ersehen ist, „stark mit Fortsätzen besetzte und mit den andern durch Schlingen reichlich verbundene Bügel. — Die Fäden beginnen hier, wie Fick (1907, S. 64) bemerkt »in statu nascendi aus dem Kerngerüst« die Konjugation. Darum hat auch Fick den Autoren K. und E. Schreiner vorgeworfen, daß sie in diesem Stadium einerseits die Chromosomenzahl[1]) nicht richtig angegeben haben,

[1]) Fick behauptet, es liege hier eine normale Spaltung der Chromosomen vor; dann müßte aber die doppelt diploide Zahl der Chromosomen, also 36 vorhanden sein. Dem treten aber Schreiners einerseits durch die Feststellung der Chromosomenzahl »mit annähernder Genauigkeit« auf 18, anderseits aber mit dem Hinweis darauf entgegen, daß aus 36 Chromosomen nach einer Konjugation 18 Chromosomenpaare entstehen können, sie aber immer 9 getroffen haben.

anderseits nicht nachgewiesen haben, daß diese zarten konjugierenden Fäden Ganzchromosomen in der Normalzahl darstellen. Auch Meves (1907, S. 461) hat bezweifelt, daß diese mit Fortsätzen dicht beschlungenen, noch gerüstbildenden Fäden überhaupt konjugieren können.

In dieser Beziehung liegt bei *Dendrocoelum* alles klar. Die Gründe dafür möchte ich in folgenden Punkten zusammenfassen. 1. In den *Dendrocoelum*-Oozyten treten die Fäden schon längst vor der Orientierung wohlbegrenzt, ohne Seitenfortsätze, so wie bei *Zoogonus* (Schreiners 1908 *a*, S. 14), auf. 2. Ihre Zahl wäre, wenn auch mit Mühe, schon vor der Orientierung feststellbar, weil aber die Zählung in dem leptotänen Bukett leichter auszuführen ist und dabei zum gleichen Zahlenwert führt, kann sie hier vernachlässigt werden. Immerhin habe ich doch soviel festgestellt, daß die Anzahl der Schleifen über die haploide Zahl hinausgeht. 3. Ein orientierter Zustand der Schleifen ist nicht von Anfang an vorhanden und anfänglich ist noch keine Parallelität unter den Fäden zu beobachten. Damit wird der Ficksche Einwand für mich gegenstandslos: Die leptotänen Fäden können Chromosomenhälften nach einer frühzeitigen Spaltung nicht sein. 4. Ich konnte an diesen univalenten Fadenchromosomen nirgends, nach keinem Fixierungs- und Färbungsverfahren eine Spaltung beobachten und habe solche auch früher in der Telo- und Anaphase der vorhergehenden Teilung nicht gefunden. Die dualistische Tendenz ist in den *Dendrocoelum*-Chromosomen sehr unterdrückt, und uns fehlt daher jeder Grund, die Fadenchromosomen des Knäuels und leptotänen Buketts aus Chromosomenspaltungen herzuleiten.

Wir wollen im folgenden die oben in drei Punkten zusammengefaßten Erscheinungen der Konjugationsvorbereitung näher betrachten. Die Frage, warum in den Oozyten sich vier- bis fünfmal so lange Chromosomen als in oogonialen Mitosen entwickeln, können wir nicht beantworten. Uns ist nur der Zweck klar und verständlich.

Dagegen kann die Orientierung der Chromosomen in folgendem klargelegt werden. Bei der Lösung dieser Frage dreht sich alles um das leptotäne Schleifenbukett und dessen Verhältnis zum Knäuel. Dieses Stadium hat zuerst Jansens (»bouquet leptotäne«) bei Batrachoseps (1905) beobachtet, allerdings ohne über die große theoretische Bedeutung dieses Zustandes für die Geschlechtszellen sich zu äußern. Schreiners haben bei *Myxine* (1905, S. 226, 1906 *b*, S. 454), bei *Tomopteris* (1906 *a*, S. 13) bei *Salamandra* (1906 *b*, S. 424—425), bei *Spinax* (1906 *b*, S. 434) und bei *Enteroxenos* (1907 *c*, S. 5) ein von vornherein fertiges Schleifenbukett gefunden. In diesen Fällen kann der Schleifenstrauch, da er von Anfang an gegeben ist, als eine gewöhnliche Rablsche Orientierung der

Chromosomen aufgefaßt werden, und dann besäße er keine hohe Bedeutung. Die Rablsche Orientierung ist bekanntlich nichts weiter als die Beibehaltung jener Lage der Chromosomen, während der Kernruhe, die sie in der Telophase der vorherigen Teilung angenommen haben (Rabl 1885). Ausgehend von den Angaben der oben genannten Autoren und von den Feststellungen Rabls benützt auch Wassermann die Bukettstellung der Fäden als allgemeinen Einwand gegen die Längskonjugation, mit der Begründung (?), daß dieser Zustand der Chromosomen nicht allein den Geschlechtszellen eigentümlich ist. Meine Befunde zeigen dagegen ganz klar, daß der Bukettzustand keine Wiederholung der Rablschen Orientierung sein kann, denn er wird erst während der Einleitungsphase zur Konjugation gebildet; ihm geht ein ungeordneter Zustand voraus; er kann also nicht als Rablsche Orientierung von der vorhergehenden Mitose hergeleitet werden. Vielmehr muß er auf einem Vorgang mit selbständiger Bedeutung beruhen. Er ist, wie wir gesehen haben, eine Erscheinung, die mit merkwürdigen Bewegungen der Fäden verbunden ist, eine Erscheinung, von der manche Autoren (z. B. v. Kemnitz) mit Recht behaupten, daß sie das speziellste Charakteristikum der Geschlechtsmutterzellen ist. Die Bewegungen der Fadenchromosomen auf eine gegebene Stelle zeigt auch das weitere, daß hier besondere Kräfte tätig sind, die in Zellen von andrer Art nie zum Vorschein kommen.

In meiner früheren Arbeit (1913) habe ich selbst angenommen, daß die Chromosomen des Schleifenbuketts in ihrer alten unveränderten Lage auftreten. Die neuen Beobachtungen haben mich von dem Gegenteil überzeugt. Vielleicht werden wir auch von den obigen Angaben andrer Autoren nach erneuerten Untersuchungen entsprechendes erfahren.

Nachdem uns nun die Tatsache vorliegt, daß die Orientierung der Chromosomen in den Oo- und Spermatozyten nicht eine Wiederholung von bei jeder Teilung offenbar werdenden Erscheinungen ist, sondern ein neuer besonderer Zustand, müssen wir uns nach Kräften umsehen, die sie hervorrufen. Weil die Fadenenden immer gegen das Zytozentrum gerichtet sind, hat man schon längst angenommen, daß diese richtende Kraft durch das Centriol oder Centrosom ausgeübt wird. In dieser Hinsicht müssen wir vor allem der Beobachtung Schreiners Erwähnung tun, die sie 1906 (*a*) an *Tomopteris* gemacht haben. Sie haben dort nachgewiesen (S. 14, Fig. 25, 26), daß die Zentren in den jungen Spermatozyten von der Scheitelseite der bügelförmigen Chromosomen aus einen Weg von 180° zurücklegen, um zu den Bügelenden zu gelangen. Nun wäre man geneigt, aus diesem Verhalten einen der oben erwähnten Auffassung widersprechenden Schluß zu ziehen, wonach nicht das Zentralorgan die

orientierte Lage der Fäden schafft, sondern umgekehrt es nur einen ihm vorgeschriebenen Platz bei den Fädenenden passiv oder aktiv einnimmt. Eine Wanderung der Zentren um 180° in den jungen Oozyten habe ich selbst in *Dendrocoelum* unwiderleglich festgestellt, worüber ich in einem nächsten Aufsatz kurz berichten werde, und trotzdem beweisen meine Figuren, daß die Orientierung doch durch die Zentren ausgeübt wird. Meine Beobachtungen sind nämlich deshalb beweisend, weil wir gesehen haben, daß zur Zeit, wo die Zentren auf ihren Platz ankommen, noch ein ungeordneter Knäuel im Kern sich vorfindet.

Aber nicht nur dieser, sondern auch ein andrer Umstand spricht dafür, daß wir für die Ausführung des Orientierungsprozesses a priori besondere Kräfte anzunehmen berechtigt sind. Es ist eine allgemeine Erfahrung der Kernlehre, daß das Chromatin, solange es sich in einem begrenzten Kernraum befindet — auch noch im Knäuelstadium —, sich in diesem gleichmäßig zu verteilen strebt. Wenn wir aber die Bukettfiguren betrachten, so sehen wir gleich, daß in diesen, auch noch bei der schönsten Ordnung, die überwiegende Chromatinmasse sich in der Polhälfte des Kernes befindet, wogegen die Gegenpolseite distal immer und und immer chromatinärmer wird. Wir können daraus zwanglos schließen, daß diese neue, den allgemeinen Erfahrungen widersprechende Anordnung nur durch besondere Kräfte ausgeübt werden kann.

Der Ablauf der Orientierung zeigt uns klar, daß an dem Orientierungsprozesse nicht nur das Zytozentrum, sondern auch eine andre diffuse Kraft teilnimmt. Wir haben nämlich in der Studie II gesehen, daß die Schleifenenden, bevor sie an der Polgegend versammelt sind, sich in der Nähe der Kernmembran befinden und meistens an sie angeheftet sind. Ich erkläre das so, daß zuerst von dem Protoplasma eine allgemeine chemotaktische Wirkung auf die Chromosomen ausgeübt wird. Ihr gegenüber zeigen nur die Chromosomenenden Empfindlichkeit und gelangen infolge dieser Wirkung an die Innenseite der Kernmembran. Erst dann kann vielleicht das Centriol seine wahrscheinlich physikalische Anziehungskraft ausüben, wodurch die Chromosomen in die Polgegend gelangen.

Die Streckung und damit die eigentliche Orientierung der Chromosomen geschieht lediglich unter der vermutungsweise physikalischen Wirkung des Zentrums. Ob nicht auch eine Turgorwirkung der Fäden bei der Streckung mitspielt, läßt sich nicht entscheiden. Unabhängig von den Zentren dürfte auch dieser nicht sein, weil die Streckung von der Polgegend ausgehend in die Erscheinung tritt.

In der Literatur liegen Angaben weder über die oben diskutierte Frage der Orientierung, noch über die im dritten Punkt der Vorbereitungs-

merkmale der Konjugation erwähnten »Geschlechtsreife« der Fadenchromosomen vor. Zur Erkenntnis der Tatsache, daß die erst eben orientierten Chromosomen noch nicht konjugationsreif sind, wurde ich erstens dadurch hingeführt, daß ich die leptotäne Schleifenbukettfigur in günstiger Entwicklungszeit der Tiere sehr häufig gefunden habe. Dies deutet darauf hin, daß das Stadium lange andauert, wahrscheinlich mehrere Tage in Anspruch nimmt, und so die eigentlich zur Konjugation bestimmten Chromosomen lange Zeit unbeteiligt nebeneinander liegen. Es scheint weiter bemerkenswert, daß auch die Kerngröße während dieser Zeit zunimmt. Viel wichtiger ist aber für uns die Tatsache, daß das »Reifen« der Fadenchromosomen selbst in einer fortschreitenden Ausdifferentierung einer regelmäßigen Körnchenstruktur zu beobachten ist. In der ersten Phase der Orientierung sind die Fäden dicker und stärker färbbar, außerdem mit verschwommener Körnelung versehen. Bis zur Konjugation werden sie dünner, weniger färbbar (durch Giemsas Lösung), dagegen gekennzeichnet durch gleichmäßig verteilte, an den Fäden auch durch Knotenpunkte bezeichnete, stark färbbare Körnchen. Das Reifen der Fäden besteht also in der eine gewisse Zeit beanspruchenden Herausdifferentierung der Chromiolen.

Es sind noch weitere, sehr wichtige Resultate zu verzeichnen, die uns das eingehende Studium dieser Vorbereitungsphasen liefert, vor allem die Zahl der Chromosomen. Mit Hilfe des Zeichenapparates kann man (bei zureichender Zeit) beliebig oft feststellen, daß die Chromosomen ohne jede Spur einer Spaltung in der Normalzahl (14) vorhanden sind. Die größte Wichtigkeit muß ich aber der auch mit weiteren Tatsachen gestützten Feststellung beilegen, daß ich innerhalb der Fehlergrenzen die verschiedene Länge der Chromosomen und die Homologie (d. h. gleiche Länge) je zweier Fäden feststellen konnte.

Es wäre wohl am Platze, auch über die Bedeutung des Schleifenbuketts zu sprechen. Unser Einblick in die betreffenden Vorgänge wird aber erst durch die Besprechung der Konjugationsfrage vertieft. Daher verschiebe ich die Betrachtung dieser Frage, bis wir die Konjugationserscheinungen selbst erörtert haben.

IV. Die Konjugation der Chromosomen.

a. Geschichtliches.

Wer die Geschichte der Chromosomenkonjugationsfrage schreiben will, der wird seine Aufgabe nicht von der Geschichte des Reduktionsproblems der Chromosomen in den reifen Geschlechtszellen trennen können.

Dies letztere war nämlich auf diesem Gebiete in den Achtziger und Neunziger Jahren das Hauptproblem, die später entdeckte Konjugation war anfänglich nebensächlich und von untergeordneter Bedeutung. Zu jener Zeit lagen auch keine theoretischen Gesichtspunkte vor, die einerseits eine Konjugation der Chromosomen postuliert, anderseits in den Konjugationsphänomenen ihre Erklärung gefunden hätten. Vor allem waren die auf zytologische Forschungen später sehr anregend wirkenden vererbungsgeschichtlichen Theorien damals noch nicht einmal in ihrem Keim vorhanden. Ich erinnere nur daran, daß Weismann 1887 ohne weiteres annehmen konnte, die Hälfte der Chromosomen bei den Reifungsteilungen werde einfach entfernt, und das Boveri (1890) unter den Möglichkeiten der Zahlenreduktion auch mit einer Atrophie der Chromosomen rechnen durfte. So hat sich mit der Chromosomenkonjugation das merkwürdige ereignet, daß man den ganzen Prozeß von der Endphase Schritt für Schritt zurückschreitend entdeckt hat. Man suchte, wie gesagt, dabei nicht eine Konjugation, sondern nur die Zahlenreduktion der Chromosomen.

Ich erwähne in dieser Hinsicht vorerst nur einige wenige Daten. van Beneden hat 1883 gefunden, daß die reifen Geschlechtszellen von *Ascaris* beider Geschlechter bei der Befruchtung zur Bildung des neuen Organismus die halbe Chromosomenzahl mitbringen. Weismann hat 1887 dafür die Erklärung gegeben, daß die Halbierung durch die zweite Teilung der Großmutterzellen (Oozyten, Spermatozyten), der reifen Geschlechtszellen geschieht. Boveri hat dagegen 1890 festgestellt, daß die Zahlenreduktion schon vor der Teilung dieser Großmutterzelle erledigt werde. Henking hat in dem nächsten Jahr (1891) ausgesprochen, daß die Zahlenreduktion durch die paarweise Vereinigung der Chromosomen gelöst wird. Die Vereinigung selbst hat er aber nicht gesehen. O. vom Rath und Häcker haben 1892 ermittelt, daß diese Halbierung der Chromosomenzahl durch Vereinigung je zweier Chromosomen nur eine scheinbare ist, und die eigentliche Reduktion doch durch eine Teilung erreicht wird (siehe Häcker 1907, S. 69). Zu dieser Zeit und in den nächsten Jahren (Rückert 1894) dominierte aber neben Henkings Auffassung über die Scheinreduktion jene, daß die Halbierung der Chromosomenzahl in der Weise erreicht wird, daß nur halb so viele Segmente entstehen wie sonst. Ein Jahrzehntel ist nach Henkings Entdeckung verlaufen bis man angefangen hatte sich wieder um die Konjugation und derer Art und Weise zu kümmern. Montgomery hatte sich im Jahre 1900 für eine wirkliche endweise Vereinigung und Winiwarter im nächsten Jahre für eine Längskonjugation der Chromosomen ausgesprochen. Die Theorie

der Faltung, d. h. die Längsvereinigung vorher endweise verklebter Paare wurde zuerst von MONTGOMERY (1903, 1904), außerdem von FARMER und MOORE (1903, 1904) behauptet. Weder diese noch andre Forscher haben zu dieser Zeit selbst die Konjugation beobachtet; man gab nur Annahmen, Erklärungen, aber keine Beobachtung. Erst SCHREINERS haben 1904 den Ablauf dieses Prozesses wirklich beobachtet. —

Trotzdem SCHREINERS den richtigen Weg für die Untersuchungen in der Chromosomenkonjugation gezeigt haben, schließt man auch noch heutzutage nach dem Vorgang RÜCKERTS bei Copepoden (1904) auf die Art und Weise der Konjugation aus dem Ablaufe der Reifeteilungen, anstatt den Umgestaltungen rücksichtslos von den Anfängen an nachzugehen.

Nach dem gesagten käme die eigentliche Entdeckung der Konjugation HENKING zu. Er hat allerdings die Konjugation noch nicht gesehen. Seine richtige Interpretation verdankt er aber dem glücklichen Umstand, daß abnormerweise die schon konjugierten Chromosomen sich wieder lösen, später aber sich wieder vereinigen. Daß er die Chromosomen nicht in ihrer richtigen Konjugationszeit beobachtete, geht daraus hervor, daß die Chromosomen im jüngsten Stadium, das HENKING (S. 693) beschreibt und (Fig. 18—19 Taf. XXV) abbildet, ringförmig und in reduzierter Anzahl vorhanden sind. Wir wissen jetzt aber, daß die Chromosomen diese Ringform erst nach der Konjugation und zwar durch unvollständige Spaltung und Trennung der Paare in der Chalasthosyndese zustande bringen. (Aus andren Ursachen nimmt auch MEVES Stellung gegen die unbegründeten Schlüsse HENKINGS; MEVES 1907, S. 441—443.) Der besondere Umstand, warum HENKING auf eine Vereinigung je zweier Chromosomen zu schließen gewissermaßen doch berechtigt war, liegt darin, daß er das Zusammentreten zweier Kügelchen zur Hantelform an diesem Ring gut verfolgen konnte. Diese hantelförmigen Doppelkügelchen der ersten Äquatorialplatte ergaben ihm immer die haploide Chromosomenzahl. Er hat daher die Kügelchen als »einzählige Elemente« und die Hantelfigur als »zwei Einheiten« angesehen (S. 696, 697). So hat HENKING, gestützt auch durch andre Überlegungen, den wichtigen Satz ausgesprochen: die isoliert vorkommenden »Chromosomen müssen sich, wenn meine Annahme richtig ist, mit je einer andren Kugel zu einem Doppelelement verbinden, damit das die Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte beherrschende Gesetz[1]) erfüllt wird« (S. 696). Er denkt schon an gewisse Kräfte, die die Vereinigung herbeiführen.

---

[1]) Er fand in der Äquatorialplatte nur doppelwertige Elemente.

Auch Boveri hat im nächsten Jahre (1892, S. 465—467), wie das die späteren Fortschritte gezeigt haben, mit Recht angezweifelt. daß Henking die Vereinigung je zweier Chromosomen wirklich nachgewiesen habe. Er greift aber trotzdem diesen Reduktionsmodus auf und führt dafür den seither allgemein benützten Namen: die Konjugation (S. 467) ein. Boveri nahm damals zwar an, daß die Vereinigung der zwei Chromosomen so durchgreifend sei, daß sie »eine Einheit« formieren. Heute steht schon fest, daß diese Annahme nicht bei jedem Tier am Platze sein konnte, ihre Möglichkeit ist aber nicht ausgeschlossen.

Wie ich schon erwähnt habe, ist bei den Autoren nach Henking noch nicht von einer Konjugation der Chromosomen die Rede gewesen. Brauer (1892, S. 52), vom Rath (1892), Häcker (1893) und Rückert (1892, 1894, zitiert nach Häcker 1907, S. 83) nahmen an, daß der kontinuierliche Knäuel in den Geschlechtszellen nicht in die normale, sondern in die haploide Zahl der Chromosomen zerfällt. Entsprechend, wie Henking, haben Bilder aus der Chalasthosyndese (Diakinese) auch Rückert (1902) in *Selachiern* und Fick (1903) im *Axolotl* beobachtet. Rückert deutete die sich umschlingenden, nur an einigen Stellen verbundenen Doppelfäden als Schwesterfäden (S. 122, 123, 146), Fick dagegen als unvollständige Vereinigung von zwei verschiedenen Fäden (S. 592—593). Unsere derzeitigen Kenntnisse zeigen aber, daß diese Bilder weder Schwesterfäden, noch eine Konjugation darstellen, sondern eine unvollständige Trennung, also schistonematische Fäden.

Wo die Erscheinungen zu suchen sind, die die Zahlenreduktion der Chromosomen herbeiführen, hat Winiwarter (1901) gezeigt, indem er die Synapsis, die bei unserm Objekt mit dem Übergang vom leptotänen zum diplotänen Zustand zusammenfällt, als das Stadium der Vereinigung je zweier Chromosomen bezeichnete. Er war nicht kühn genug, direkt auszusprechen, daß bei seinem Untersuchungsobjekte, beim Kaninchen und Menschen eine Längskonjugation der Chromosomen vorliegt; er hat dies als wahrscheinlichen Modus bloß angenommen, nachdem er an freien Stellen des Synapsisbildes einen deutlichen Parallelismus je zweier Fäden beobachtet hat.

Kurz nach dem Erscheinen von Winiwarters Arbeit diskutiert Jansens die Möglichkeit einer parallelen Konjugation bei einigen untersuchten Urodelen. Und Schönfeld (1901) beobachtet in den Spermatozyten des Rindes die Verschmelzung je zweier dünnen Fäden zu einem dicken.

Bei einem solchen Stand der Dinge hat es nur an günstigen Objekten gefehlt, um die Konjugationsfrage vollständig zu lösen. Erst Schreiners

waren die glücklichen, die 1904 bei *Myxine glutinosa*, viel eingehender aber 1906 bei *Tomopteris* zu einer klaren Einsicht in die Konjugationsfrage gelangten, und eine Längskonjugation beschrieben. Im nächsten Jahre schließt sich JANSENS (1905) an, und illustriert die Vorgänge mit genauer Beschreibung und Abbildungen (F. S. Pl. IV) bei *Batrachoseps*. SCHREINERS haben in mehreren Arbeiten (1904, 1905, 1906 *a*, 1906 *b*, 1907, 1908 *a*, 1908 *b*, 1909) bei einer Reihe von Tieren aus den verschiedensten Klassen des Tierreiches gezeigt, daß die Chromosomenreduktion in den Geschlechtszellen wirklich durch die Vereinigung je zweier Chromosomen und die Vereinigung dieser Gebilde immer der Länge nach geschieht. Diesen Konjugationstypus bezeichneten sie wegen der Klarheit der Vorgänge bei *Tomopteris*, einem Wurme, als *Tomopteris*-Typus. Sie stellten fest, daß die Konjugation immer am Orientierungspol bei den Schleifenenden beginnt und gegen die Mitte der Chromosomen fortschreitet. Der Vorgang vollzieht sich nach den beiden Autoren nicht an sämtlichen Paaren gleichzeitig. Sie konnten beobachten, daß mit der Zunahme der dicken Fäden die Zahl der dünnen abnimmt, Resultate, die alle durch meine Beobachtungen am *Dendrocoelum* bestätigt worden sind. An den Fäden haben SCHREINERS eine Körnchenstruktur beobachtet, die auch in den konjugierten Doppelchromosomen gewahrt wird, und hier durch die paarweise, biseriale Anordnung der Körnchen zu einer Segmentierung der Fäden führt. Daraus haben sie schon in der *Tomopteris*-Arbeit (S. 36) den wichtigen Schluß gezogen, daß in der Konjugation homologe Körnchen sich gegenseitig anziehen, ein Schluß, den ich im Laufe meiner Untersuchungen bei Unkenntnis dieser Äußerung erst auf Grund eigener Untersuchungen auszusprechen und zu beweisen glaubte. — Die Ergebnisse SCHREINERS, wie auch diejenigen von JANSENS fanden in einer Nachprüfung der Originalpräparate durch WILSON (1912) in jedem Punkt ihre Bestätigung (S. 391—407, siehe besonders S. 396).

Zwei Forscher sind noch zu erwähnen, die unsre Kenntnisse von der Konjugation der Chromosomen ähnlich wie WINIWARTER oder SCHREINERS — und teilweise schon vor diesen gefördert haben. Es sind die zwei Amerikaner MONTGOMERY und SUTTON. Beide waren Vorkämpfer bzw. Begründer eines andern Konjugationsmodus als wir bei *Dendrocoelum* gefunden haben, nämlich der endweisen Vereinigung der Chromosomen: end-to-end Konjugation. MONTGOMERY hat im Jahre 1901 an Insekten auf Grund der morphologischen Unterscheidbarkeit der Chromosomen festgestellt, daß in jeder Art von Zellen eines Organismus zwei Reihen von Chromosomen zu finden sind, von denen sich je zwei als gleichlang, als homologe gegenüber stehen. Er fand, daß in der Konjugation die

gleichlangen Chromosomen sich vereinigen. Die Folge davon ist, daß in den Reifeteilungen die gleichlangen Chromosomen getrennt werden und in der Weise die eine Reihe von Chromosomen aus der reifen Geschlechtszelle entfernt wird, so daß diese nur eine einfache Garnitur behält. Bei der Befruchtung sind also sowohl weibliche wie männliche Vorkerne mit einer einander entsprechenden einfachen Chromosomengarnitur ausgestattet. Und nun folgt MONTGOMERYS wichtiger Schluß, wonach die zwei Reihen von Chromosomen eines jeden Kernes väterliche und mütterliche Gruppen darstellen, daß also das Essentielle bei der Konjugation in der Vereinigung zweier gleich langer väterlicher und mütterlicher Chromosomen liegt und auf diese Weise aus der doppelten eine einfache, damit aber der doppelten analoge Chromosomengarnitur entsteht.

Bei MONTGOMERY fehlt noch neben der morphologischen Unterscheidbarkeit der Chromosomen der Gedanke an eine qualitative Verschiedenwertigkeit. SUTTON hat dies schon in dem nächsten Jahre (1902—1903) eingeholt, indem er, gestützt einerseits auf die morphologische Unterscheidbarkeit der Chromosomen und deren Beständigkeit durch mehrere Zellengenerationen hindurch, anderseits BOVERIS schon damals vorliegende experimentelle Resultate an dispermen Seeigelkeimen, ausgesprochen hatte, daß die untereinander konjugierenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen qualitativ gleich, von andren Paaren aber essentiell verschieden seien.

Zusammengefaßt hat die Reduktionsfrage zwei Hauptphasen durchlaufen. Zuerst sprach man eigentlich nicht von »Konjugation«, sondern nahm an, daß in der Prophase ein kontinuierlicher Knäuel auftritt und dieser in die haploide Zahl der Chromosomen zerfällt. Viel gemeinsames mit dieser Auffassung hat diejenige neuere von MEVES (1907), nach der das Chromatin in den Geschlechtszellen einfach die Fähigkeit bekommt, die halbe Zahl der Chromosomen herauszudifferentieren. In der zweiten Phase (seit WINIWARTER und MONTGOMERY 1901) erkennt man, daß die vorher in der Normalzahl anwesenden Chromosomen paarweise konjugieren, entweder endweise oder der Länge nach.

Wegen der Beurteilung der zwei Phasen will ich kurz bemerken, daß die ältere Auffassung mit Zahlenreduktion durch Segmentation des Knäuels keineswegs, wie es zuerst scheinen möchte, einfacher als die neuere (SUTTON) ist, wonach je ein väterliches mit einem homologen mütterlichen Chromosomen konjugiert. Bei der älteren Auffassung müssen wir nämlich zwei besondere Annahmen machen: erstens, daß die homologen Chromosomen

im kontinuierlichen Knäuel nebeneinander geraten, zweitens, daß die eintretende Segmentation die nicht homologen trennt, so daß die Segmente aus zwei homologen Chromosomen bestehen. Diese zwei Annahmen machen aber den Prozeß viel zu kompliziert, besonders dadurch, daß in den Gerüstzustand übergegangene Chromosomen die verlangte Nacheinanderfolge in ihrer gegenseitigen Stellung zustandebringen. Demgegenüber gestaltet sich eine Konjugation viel einfacher, wenn die Chromosomen wohlbegrenzt in Fadenform auftreten, weil sie in solchem Zustande mehr Bewegungsfreiheit haben.

b. Meine Resultate im Vergleich zu den Angaben der Literatur.

Wenn uns bei der Beurteilung der Vorgänge in den Geschlechtszellen nur soviel maßgebend ist, daß allgemeine zytologische Gesichtspunkte auch hier erfüllt werden, wenn wir Erscheinungen bei diesen Vorgängen nicht annehmen wollen, weil sie uns neu und rätselhaft sind und in den normalen somatischen Mitosen nichts damit Vergleichbares zu finden ist, wenn wir endlich in der Chromosomenkonjugation nur die bloße Erfüllung der Zahlenreduktion erkennen wollen, dann erscheint uns als einfachste, nächstliegende Möglichkeit zur Erreichung eines solchen Endzustandes die endweise Konjugation der Chromosomen oder sogar eine Segmentation des Knäuels in die haploide Anzahl von Stücken. Im folgenden soll aber gezeigt werden, daß diese einfachen Möglichkeiten die Bedeutung der Konjugation nicht erschöpfen. Wir werden zunächst die auf diesem Gebiete liegenden Beobachtungen unsrer Studie II ohne theoretische Gesichtspunkte betrachten. Darauf werden wir prüfen, ob aus den Konjugationserscheinungen nur die Zahlenreduktion hervorgeht oder ob auch andre Probleme berührt werden. In besonderen Abschnitten werden wir die Einwände gegen die Längskonjugation und den Vergleich der Oo- und Spermatozyten mit andren Zellen behandeln.

Der sicherste Weg zum Beweise einer Längskonjugation der Chromosomen liegt in einer die Vorgänge Schritt für Schritt verfolgenden Beobachtung, im Vermeiden von Lücken zwischen den Beobachtungsreihen, die besondere Interpretationen notwendig machen. Für die Feststellung einer Chromosomenlängskonjugation ist darnach notwendig: 1. der Nachweis, daß die Chromosomen vor dem Prozesse in der diploiden Zahl auftreten, 2. der Nachweis, daß aus den dünnen, in der diploiden Zahl anwesenden Fadenchromosomen dicke in haploider Zahl erscheinende und der Länge nach doppelt gebaute Chromosomen entstehen und zwar, 3. dadurch, daß sich je zwei von den ersteren der Länge nach aneinanderlegen und innig verschmelzen; 4. ist zu beweisen, daß die doppelt gebauten

Chromosomen nicht einwertige, in Spaltungszuständen befindliche Elemente sind, wodurch der Schein einer Längskonjugation entstünde.

Was die Feststellung der diploiden Zahl der Chromosomen vor der Konjugation anlangt, liegt diesbezüglich bei unserem Tiere kein Zweifel vor. Sie ist bei verschiedener Fixierung beliebig oft nachweisbar. — Es existiert allerdings auch nach dieser Feststellung für die Anhänger der Endkonjugation oder Parasyndesis eine für sie ausnützbare Erklärungsmöglichkeit, indem man sagen kann, daß die 14 Fadenchromosomen nicht univalente Ganzchromosomen, sondern Spalthälften von sieben, durch eine endweise Vereinigung entstandenen bivalenten Chromosomen sind, und daß das, was wir als Konjugation zu beobachten glauben, die bloße Rückvereinigung der früher entstandenen Spalthälften ist. Meine Antwort hierauf lautet dagegen folgendermaßen: Erstens könnte mir während der genauen Verfolgung der Umgestaltungen der chromatischen Substanz weder diese vermeinte Parasyndese der Chromosomen, noch ihre Spaltung entgehen, weder vor der Gerüstbildung noch nachher. Sowohl die Anaphasenchromosomen der ovogonialen Mitose wie die des Knäuels haben keine Spaltung und sind immer in der normalen (diploiden) Zahl vorhanden. Wir können also schon aus diesen Gründen ruhig sagen, daß eine solche Behauptung nicht den Tatsachen entspricht. Viel wichtiger ist aber als Gegenbeweis die Tatsache, daß eine von vornherein gegebene Parallelität je zweier Fäden vor der Konjugation als Folge einer früheren Chromosomenspaltung nicht existiert, daß sich vielmehr die später konjugierenden Fäden voneinander entfernt und getrennt in die Bukettfigur einordnen. In meinem Falle wäre es also vollständig grundlos, behaupten zu wollen, daß die Längskonjugation je zweier Fäden nur die Rückvereinigung früher entstandener Spalthälften wäre. —

Die Angaben der Literatur, die sich auf die frühen Prophasen der Längskonjugation beziehen, erledigt Wassermann (S. 81) mit der scharfen Bemerkung, daß in den kritischen Stadien der doppelfädigen Elemente die Chromosomen nicht einwandfrei gezählt werden können, so daß ihre Existenz nur aus dem unbestimmten Knäuelzustand hergeleitet wird. »Weil man hier — sagt Wassermann — in den Zygonemastadien nicht entscheiden kann, ob die Doppelfäden in diploider oder in haploider Anzahl vorliegen, darum darf man von einer Reduktion sprechen; dies ist für viele Beweisobjekte der Parallelkonjugation der letzte Grund ihrer Unbestreitbarkeit« (S. 81). — Soweit mir die Literatur bekannt ist, haben Schreiners bei *Tomopteris* doch schon vor der Konjugation mit annähernder Genauigkeit die normale (diploide) Zahl der Chromosomen, nämlich 18 angeben können, und dies in der polemischen Schrift (1908*b*, S. 7) wieder-

holt hervorgehoben. Zwar wurde diese Angabe der SCHREINERS sowohl durch FICK (1908, S. 607) als auch durch MEVES (1907, S. 458) angegriffen. Die *Tomopteris*-Präparate können aber, wie SCHREINERS in ihrer zweiten Veröffentlichung (1908 *b*, Fig. 8, 9) bewiesen haben, gegen diesen Einwurf standhalten. Sie zeigen, daß zwischen den aufgelockerten, in diploider Zahl vorhandenen Bügeln und zwischen den Konjugationsfäden, deren Zahl wegen des Durcheinanders des Bildes nicht anzugeben ist, ein Ruhekernstadium mit totaler Gerüstbildung nicht eingeschaltet ist. FICK war seinerzeit zu seiner Bemerkung gewissermaßen berechtigt, weil SCHREINERS zwischen den Spermatozytenkernen mit 18 Chromosomenbügeln auch Kerne mit normalem Gerüst abbildeten, die sie, jedoch ohne weitere Begründung (1908 *a*, S. 13) als Spermatogonienkerne betrachteten, während FICK sie als Spermatozytenruhekerne deuten wollte. Das würde aber bedeuten, daß die 18 aufgelockerten Chromosomenbügel der *Tomopteris* keine Prophasen, sondern Anaphasenchromosomen der vorherigen Teilung waren. Die Bilder der neuen SCHREINERschen Arbeit (Fig. 8, 9, 1908 *b*) zeigen demgegenüber klar, daß schon zwischen ihren grob aufgelockerten in der Normalzahl anwesenden Chromosomen ein Parallelismus auftritt, daß sie also direkt vor der Konjugation stehen. Die Angaben SCHREINERS sind auch von WILSON (1912) nach Durchsicht der Originalpräparate in jeder Hinsicht bestätigt worden. WASSERMANN ist also mit seiner scharfen Kritik im Unrecht, er wird sie auf meine klaren Beobachtungen sicher nicht beziehen können. Übrigens habe ich schon in meiner früheren Arbeit (1913, S. 72) angegeben, daß bei *Dendrocoelum* in dem leptotänen Schleifenbukett die Normalzahl der Chromosomen feststellbar ist.

Die Konjugation beginnt in *Dendrocoelum* in Kernen mit 14 bügelförmigen Schleifen, deren Enden am Polfeld des Kernes sozusagen haften. Diese Lage der Schleifen ist für uns deswegen wichtig, weil dadurch eine neuerdings angenommene Möglichkeit der Konjugation: die Faltung, d. h. nachherige Längskonjugation von vorher endweise vereinigten Chromosomen a priori auszuschließen ist. Im Falle einer Faltung wäre jeder Bügel als ein bivalentes Chromosom zu deuten, dessen Komponenten an der Umbiegungsstelle verkittet sind, und dann als zwei Schenkel der Länge nach zusammengeschlossen werden. Unsre bügelförmigen Fadenchromosomen sind aber einwertige Chromosomen, und in der Konjugation werden zwei solche Bügel vom Pol, von den Enden ausgehend der Länge nach vereinigt. Dieselbe Lage der leptotänen Bukettfäden haben SCHREINERS bei verschiedenen Tieren und JANSENS bei *Batrachoseps* gefunden. Die Angaben beider Forscher hat WILSON (S. 396) bestätigt.

Betrachten wir nun den Verlauf der Konjugation. Aus diesem Prozesse haben wir folgende wichtige Stütze für die Längskonjugation zu verzeichnen. Im Einklang mit sämtlichen Forschern, die diesen Prozeß genau beobachtet haben (besonders SCHREINERS, JANSENS, GREGOIRE, WILSON) konnte ich feststellen, daß die Konjugation weder an sämtlichen Paaren, noch innerhalb eines Paares in der ganzen Ausdehnung gleichzeitig abläuft. Wären die Konjuganten Schwesterfäden nach einer Spaltung, so könnte sich die Paarung ohne jedes Hindernis synchron abspielen. Wegen des heterochronen Ablaufens der Konjugation konnten SCHREINERS, JANSENS und sie bestätigend WILSON (S. 393) die Beobachtung machen, daß mit dem Entstehen der Doppelfäden parallel die Zahl der dünnen abnimmt. Die Verhältnisse lagen bei *Dendrocoelum* so klar, daß ich in jeder Phase der Konjugation feststellen konnte, wie viele Fäden konjugierten, und wie viele noch auf dem Wege sich gegenseitig aufzufinden waren.[1])

Wenn man nach der Ursache dieser heterochronen Konjugation sucht, so ergibt sich als nächstliegende Erklärungsmöglichkeit, daß zuerst diejenigen Fäden konjugieren, die sich zuerst gefunden haben. Folgende Tatsachen sprechen für diese Auffassung: 1. Als erste Konjuganten treten wahllos sowohl die längsten als die kürzesten Paare auf. 2. Die ersten Konjuganten sind meistens von Anfang an mehr oder minder parallel, sie sind also in einer so günstigen gegenseitigen Lage, daß sie sich bald in ihrer ganzen Ausdehnung begegnen können. 3. Am wichtigsten ist aber für unsre Interpretation die Tatsache, daß man die letzten Konjuganten immer in schwierigen Lageverhältnissen findet, auch noch dann, wenn sie an dem einen Ende schon in Konjugation eingegangen sind, wie dies uns meine Fig. 33, 34, 35, 36, 42, 45, 46, 47 (Studie II) auf den ersten Blick klar machen.

Ich befinde mich mit den oben genannten Forschern auch darin im Einklang, daß die Konjugation unter zwei Fäden immer von den Enden, also vom Polfeld, ausgeht[2]) und sukzessive weiter schreitet. Dadurch entstehen auf kurze Zeit die bekannten Y-Bilder, wenn die Konjugation nur an dem einen Ende angefangen hat, oder es kommen in der Mitte offene Figuren zustande, wenn der Prozeß auf einmal an beiden Enden eingetreten ist.

---

[1]) Mir standen von jeder Etappe der Konjugation Präparate zur Verfügung, mit deren Abbildung ich die Reihenfolge der Fig. 28—36 noch vollständiger machen wollte. Herr Geheimrat BOVERI hat mir aber von der äußerst mühsamen und zeitraubenden Arbeit abgeraten, da sie unnötig sei. Ich habe auf diesen Rat hin von der Arbeit abgesehen.

[2]) Ich habe nur eine Ausnahme gefunden.

Von solchen offenen Konjugationsfiguren wird von den Gegnern der Längskonjugation behauptet, daß man sie mit Spaltungsbildern verwechsle. Demgegenüber sei auch hier folgendes hervorgehoben. 1. Diese Konjugationsbilder sind nur an einer Stelle, gewöhnlich an dem einen Ende offene Figuren, wogegen bei der später auftretenden Spaltung die Doppelfäden an mehreren Stellen durchlöchert werden. 2. Ferner sind die in Konjugation begriffenen Fäden dicke, stark gekörnelte Gebilde, die sich spaltenden Schleifen dagegen lang, dünn und unscharf gekörnelt. Gerade dies ist ein Merkmal, das eine Verwechslung von konjugierenden Fadenpaaren und von konjugierten, sich spaltenden Fäden kaum zustande kommen läßt, auch dann nicht, wenn wir nur Kernfragmente vor uns haben und Spaltungsstellen fehlen. Dies wird uns sofort klar, wenn wir einen Blick auf die Figuren 63 und 65 (der Studie II) werfen. Als drittes Merkmal können wir, wenn wir den Kern in seiner größten Dimension mit auf dem Bilde haben, auch die Kerngröße zur Entscheidung heranziehen, ob konjugierende oder spaltende Fäden vorliegen. Die Kerngröße nimmt nämlich bis zur Spaltung der Fäden auffällig zu.

Weiter geht aus meinen Beobachtungen an *Dendrocoelum* klar hervor, daß die Konjugation selbst nicht mehr ein bloßer Parallelismus je zweier Chromosomen ist, wie das die Gegner der Längskonjugation so gern feststellen möchten, sondern ein bis zu einem gewissen Grad inniges Zusammenhaften derselben. Das zeigen besonders stark ausgeprägt Giemsa-Präparate, die mit Ammoniummolybdänatum vorbehandelt wurden. Die bloße Parallelität ist nur ein Vorzeichen der beginnenden intimeren Konjugation. Die Parallellagerung tritt nur in den günstigen Fällen ein, wo sich die Paare unbehindert in ihrer ganzen Länge einander nähern können, wie das die Fig. 33, 39, 40, 52—55 (Taf. III und IV der Studie II) zeigen. Meistens geht der Konjugation gar keine Parallelität der Fäden voraus, sondern es treten die sukzessive aneinander geratenen Fädenteile direkt in die innigere Konjugation ein (Fig. 44 *a*, 45, Taf. III der Studie II).

Wenn die Konjugation nicht in der Parallelität zweier Fäden besteht, worin kommt sie dann zum Ausdruck?

Folgende Tatsachen geben eine Antwort auf diese Frage:

a) Bei den normal konjugierten Doppelfäden kommt Körnchen gegen Körnchen zu liegen, wobei die in einer Querrichtung sich gegenüber stehenden Chromiolen gleich groß sind.

b) Dabei bleibt die Konjugation keine einfache Berührung der Fäden, sondern diese platten sich gegenseitig ab und werden zugleich kürzer, aber auch eventuell dicker als sie vor der Konjugation waren.

c) Der inneren gesetzmäßigen Struktur der einzelnen Paare entspricht bei der Konjugation eine wichtige äußere Gesetzmäßigkeit: Es kommen immer nur bestimmte Fadenchromosomenpaare zusammen. — Diese letztere Tatsache läßt sich bei *Dendrocoelum* aus folgenden Beobachtungen schließen: 1. Es treten in der leptotänen Bukettfigur ungleich lange Chromosomen auf, von denen je zwei immer gleich abgestuft sind. Es ist also eine doppelte aus einander entsprechenden Gliedern bestehende Chromosomengarnitur vorhanden. Die längsten Fäden sind etwa doppelt so lang wie die kürzesten. 2. Die verschieden langen Fadenchromosomen sind von gleicher Dicke. 3. Die Chromiolen stehen bei sämtlichen Fäden in ungefähr gleichen Abständen voneinander, so daß in den längsten Fäden ungefähr doppelt so viele Chromiolen sind, wie in den kürzesten. Stets konjugieren nur Chromosomen von gleicher Länge, dabei gleicher Dicke und von gleicher Chromiolenzahl. 4. Die freien Schenkel der konjugierenden Paare sind immer von gleicher Länge. 5. Von ganz besonderer Beweiskraft ist endlich der Nachweis, daß ungleich lange Fäden nicht konjugieren. Ich werde darauf weiter unten (sub d) zurückkommen. — Aus diesen Tatsachen meiner Untersuchungen konnte ich als ein völlig gesichertes Resultat feststellen, daß entsprechend der Montgomeryschen Auffassung in den konjugierten Doppelfäden immer je ein väterliches und ein mütterliches Chromosom vereinigt wird.

Fick meint dagegen: »Die gleiche Länge und das gleiche Aussehen der Chromosomen ist natürlich absolut nicht für ihre ‚Homologie' und väterliche bzw. mütterliche Herkunft beweisend, sondern könnte sehr wohl durch Kapillaritätserscheinungen oder ähnliche mikrophysische Kräfte bewirkt werden, durch die die beiden so nahe aneinander liegenden Gebilde zu gleicher Form ausgezogen werden usw.« (1907, S. 67). Diese Erklärung von Fick wird durch die oben aufgezählten Befunde an *Dendrocoelum* vollständig gegenstandslos gemacht. Ich habe nämlich nachgewiesen, daß die gleichlangen Chromosomen nicht nebeneinander stehen; dies zeigen halb konjugierte Doppelfäden, deren Zweige aus ganz verschiedenen Gebieten des Kernes zusammentreffen. Hier können »Kapillaritätserscheinungen oder ähnliche mikrophysische Kräfte« keine Wirkung ausüben, um die durch andere Fäden getrennten Chromosomen zu gleicher Form auszuziehen. Solche Kräfte können wohl weit entfernte überzählige Chromiolen nicht verschwinden lassen oder fehlende herbeischaffen, geschweige, daß in gleicher Entfernung von den Enden gleich große Körnchen sich formieren. Es mußten dann doch in erster Linie die näher liegenden Chromosomen beeinflußt werden, was, wie wir sahen, nicht eintritt. Im *Dendrocoelum* kann die Homologie je zweier Chromo-

somen durch keine andre Interpretation als durch die verschiedene Wertigkeit und die zweigeschlechtliche Herkunft erklärt werden.

d) Noch wichtiger als die bisher aufgezählten Beobachtungen ist für den Nachweis einer Längskonjugation die Tatsache, daß, wenn in einer mehrpoligen Mitose durch unrichtige Verteilung der Chromosomen zwei ungleich lange Chromosomen als Partner in einem Kern zusammentreffen, diese nicht konjugieren. Dadurch ist ein schlagender Beweis dafür erbracht, daß bei der Konjugation jeweilen gleichlange Chromosomen und zugleich qualitativ gleiche, väterliche und mütterliche Chromosomen sich vereinigen; wogegen die verschieden langen Chromosomen als essentiell verschieden zu bezeichnen sind.

e) Eine Nichtkonjugation der Chromosomen hat unter andern FEDERLEY in den *Pygaera*-Bastarden beobachtet. Hier kamen zwei Serien artfremder Chromosomen von verschiedener Zahl zusammen. Eine Konjugation findet nicht statt. Daß die Chromosomen in ihrer Konjugationsfähigkeit nicht etwa durch die Bastardierung gelitten haben, zeigt die Tatsache, daß sie in einer nächsten Rückkreuzung mit den Eltern, wo sie mit artgleichen Chromosomen (z. B. die Chromosomen eines *anachoreta* Bastardvaters mit denen von einer *anachoreta*-Mutter) zusammenkommen, wieder konjugieren. Das Wichtige ist für uns in dieser allgemeinen Nichtkonjugation der Chromosomen, daß einige doch konjugieren. Diese zeigen uns, daß nicht die Artfremdheit der Chromosomen ein Hindernis bildet, sondern die essentielle Verschiedenheit, die dadurch entstanden ist, daß Hand in Hand mit der ungleichen Chromosomenzahl die Erbanlagen nicht in identischer Kombination auf die Chromosomen verteilt werden könnten.

f) Aus theoretischen Überlegungen ist seit ROUX (1883) bekannt, daß die Längsspaltung der Chromosomen nur unter der Annahme verständlich ist, daß die Chromosomen der Länge nach aus qualitativ verschiedenen Teilen zusammengesetzt sind, die wegen einer gleichen Verteilung auf zwei Tochterzellen in zwei gleichwertige Hälften geteilt werden müssen. Hieraus ergab sich mir die naheliegende Folgerung, daß es nicht gleichgiltig ist, welche Teile, insbesondere welche Enden der beiden konjugierenden Chromosomen zusammentreffen. Ein Wegweiser bei einer Forschung in dieser Richtung waren die Chromiolen. Wir dürfen ohne Bedenken annehmen, daß man in den wenigen größeren Chromiolen, die an jedem Faden unter den sonst ziemlich gleichen Körnchen vorhanden sind, Erbeinheiten erblicken muß, die von den Nachbarkörnchen qualitativ verschieden sind. Die Homologie, d. h. qualitative Gleichheit zweier Chromosomen bedingt einen vollständig gleichen inneren Aufbau. Mit andern Worten bedeutet dies, daß auch das Partnerchromosom ein entsprechend

großes Körnchen in gleicher Entfernung von den Enden wie das andre, haben muß. Liegen sich diese Körnchen in der Konjugation gegenüber, so bedeutet dies, daß bei den Konjuganten auch innerhalb der Schleifen homologe Teile sich getroffen haben. Die Tatsachen entsprechen dieser Erwartung. Wir wissen aus unserer Beschreibung, daß auffallende Körnchen in den Doppelfäden immer paarweise vorkommen. Sie kommen jedoch nicht symmetrisch in beiden Schenkeln der Bügel vor, große Körnchenpaare liegen nicht von beiden Enden der Doppelchromosome gleich weit entfernt. Diese Tatsachen beweisen zweierlei: erstens, daß die Chromosomen heteropol sind, zweitens, daß sich in der Konjugation homologe Teile (zuerst Pole) der homologen Chromosomen direkt vereinigten.

Auf Grund der oben aufgezählten Tatsachen lautet nun unsre Definition der Längskonjugation:

Unter Längskonjugation der Chromosomen verstehen wir die von den Enden ausgehende Vereinigung je zweier homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Weise, daß immer qualitativ gleiche Teile der Konjuganten sich vereinigen. Der Satz erschöpft noch lange nicht den Begriff der Konjugation, weil die Konjugation zugleich eine Möglichkeit zur Zahlenreduktion der Chromosomen und weiterhin ihrer Qualitätenmischung und Neurekonstruktion bietet.

In dem obigen Satze spreche ich eigentlich nichts Neues, nichts Unbekanntes aus. Denn schon Montgomery hat die zweigeschlechtliche Herkunft, Sutton die Homologie der konjugierenden Chromosomen festgestellt, — und Schreiners haben die Gleichwertigkeit der in der Konjugation einander gegenüber liegenden Chromosomenteile ausgesprochen. Die Äußerungen eilen aber den Beobachtungen oft — wie auch hier — voraus, und so bedeuten meine Untersuchungen insofern einen Fortschritt, als bei mir alles durch direkte Beobachtungen erwiesen ist. — Montgomery leitete nämlich die zweigeschlechtliche Herkunft nur daraus ab, daß aus der feststellbaren doppelten Chromosomengarnitur durch angenommene end-to-end Konjugation eine diesen entsprechende einfache Reihe entsteht, die durch die Reifeteilungen halbiert, nach der Befruchtung aber durch das Spermachromatin wieder ergänzt wird. Sutton hat für die Feststellung der Homologie der Chromosomen ihre morphologische Unterscheidbarkeit durch mehrere Zellgenerationen und außerdem Boveris experimentelle Resultate benützt. Die von ihm selbst aufgestellten Stützen für das physiologische Moment waren nur morphologische, wogegen meine physiologische sind. Schreiners haben endlich gar nicht versucht ihre interessanten Ausführungen zu begründen. —

c. Ausnahmen von der Konjugation.

Es gibt eine Gruppe interessanter Erscheinungen, die als Ausnahmen von dem oben festgestellten Satz der Längskonjugation homologer Chromosomen bezeichnet werden müssen. Es sind die Verhältnisse der Geschlechtschromosomen. Ich verweise bloß auf den Fall von *Lygäus* und *Oncopeltus*, wo Wilson die Vereinigung zweier qualitativ sicher verschiedenen X- und Y-Chromosomen nachgewiesen hat (siehe Fig. 21, 24—27 für *Oncopeltus* und Fig. 28, 29 für *Lygäus*), die bei *Lygäus* noch dazu auch morphologisch unterscheidbar waren. Derartige Ausnahmefälle dienen aber zur besten Bestätigung des Gesetzes. Diese Chromosomen liegen nämlich während der Konjugationszeit der Autosomen untätig nebeneinander. Sie werden erst in der Anaphase der ersten Reifeteilung auf kurze Zeit verklebt, um reduktionell sofort auf zwei Schwesterzellen verteilt zu werden. Wenn wir zunächst den Zweck der Längskonjugation begriffen haben, so werden wir noch mehr einsehen, warum diese Ausnahmen zur Bestätigung unsres Gesetzes dienen. Und wenn diese Geschlechtschromosomen trotz ihrer Verschiedenheit vereinigt werden, so kann diese Tatsache auch schon deshalb nicht gegen den Satz der Homologie konjugierender Autosomen verwertet werden, weil die Geschlechtschromosomen auch selbst nur mit einem engen Gebiet der Vererbung, nämlich mit der Geschlechtsbestimmung in Verbindung stehen, also miteinander doch nahe verwandt, mit andern Worten annähernd homolog sind.

d. Der Zweck der Konjugation.

Über die Kausalität der Konjugation können wir kaum etwas aussagen. Einen Zweck muß aber diese so umständlich, so präzis, so geregelt durchgeführte und lang andauernde, innige Vereinigung haben! Der eine Zweck steht außer Zweifel: er ist die Ermöglichung der Reduktion der Chromosomenindividuenzahl in der Weise, daß zugleich auch die doppelte Chromosomengarnitur auf die einfache Garnitur vermindert wird. Es ist aber ebenso sicher, daß dazu keine Längskonjugation, keine innige, lange ausreichende Vereinigung der Chromosomen nötig wäre.

Gewisse theoretische Forderungen der Mendelschen Vererbungslehre zwangen die Forscher anzunehmen, daß während der Konjugation einzelne Chromosomenteile ausgetauscht werden müssen, denn sonst ist die von der Chromosomenzahl unabhängige große Variation der Nachkommenschaft unerklärbar. Betreffs des Maßes, wie weit dieser Austausch der Chromosomen gehen kann, existieren zwei Meinungen. Manche (de Vries, Strassburger: siehe Häcker 1907, S. 70) nehmen an, daß nur

ein mikroskopisch unkontrollierbarer Austausch von Vererbungsanlagen stattfindet, andre glauben eine »Neukombinierung der großelterlichen Chromosomenabschnitte« nachgewiesen zu haben (Häcker, Gross, siehe beim vorigen 1907, S. 70). Eine kleinere Gruppe von Forschern (Winiwarter et Sainmont 1909, Bonnevi 1908, Vejdovsky 1907, 1910) behauptet, daß die Chromosomen nach Verschwinden der Kopulationsebene sich vollständig durchmischen und die Zahlenreduktion der Chromosomen infolgedessen nicht durch die Reifeteilungen, sondern durch diese Kopulation erreicht werde. Derart entstandene Mixochromosomen dienen nach den genannten Autoren der reichen Quelle der Qualitätsmischung, weil die spätere Spaltungsebene unabhängig von der Konjugationsebene entsteht, wogegen in den beiden vorigen Fällen Konjugations- und Spaltungsebene gleich sind.

Meine Untersuchungen geben der an zweiter Stelle erwähnten Auffassung einer Neukombinierung der Chromosomenabschnitte eine tatsächliche Berechtigung. Abweichend war in dieser Hinsicht das Verhalten der Chromosomen beim *Dendrocoelum* nur insofern, als die Neukombination derselben nicht während der Chalosthosyndese (Diakinese), sondern während der Eusyndese im Schleifenbukettstadium geschieht (eusyndetische Synmixis). Meine Argumente für die Neukombination der Chromosomen beruhen auf Beobachtungen, die zeigten, daß einzelne Stücke eines Fadenchromosoms ausgetauscht werden können, und zwar dadurch, daß die Konjuganten sich um die Konjugationsebene um 180° drehten. Andre Beobachtungen zeigten, daß die Konjugationsebene auch an Querschnittsbildern als wahrnehmbare Längslichtung immer nachweisbar ist. An Stelle dieser Längslichtung habe ich sogar an mißlungenen Giemsa-Präparaten und guten Osmium-Hämatoxylinpräparaten nach O. Schultze eine äußerst dünne Trennungsplatte gesehen. Es liegt mir ferne, dieses Bild als den Nachweis einer wirklichen Scheidewand oder als die Kittmasse von Bonnevie (1906) zu deuten. Vielmehr möchte ich sie als Artefakt bezeichnen, wie sie bei Verfahren, bei denen Niederschläge leicht gebildet werden, wie bei den beiden erwähnten Methoden, immer entstehen, wo zwei Körper sich eng berühren. Diese beiden Umstände, die immer nachweisbare Längslichtung, die dort künstlich erzeugbare Niederschlagsmembran, schließen vollständig aus, daß aus den Konjuganten Mixochromosomen entstehen.

Wo die Fadenchromosomen der Paare sich plötzlich um 180° überkreuzen (sie können unter Umständen schon nach dem nächsten Chromiol beide Chromosomen in ihren ursprünglichen Verlauf zurückspringen), wird die Konjugationsebene unterbrochen, weil die gekreuzten Fäden

nicht getrennt bleiben, sondern, wie uns das ein Beispiel zeigte, sich durchwachsen. Die spätere Spaltungsebene muß dann diese Nahtstelle durchreißen. Das klare Durchziehen der Längslichtung in späteren Zeiten des eusyndetischen Stadiums deutet sogar darauf hin, daß die Trennung der Chromosomenteile und dadurch die entschiedene Neukombination der Chromosomen schon früh im Schleifenbukettstadium beendigt wird.

Da ich erst am Ende meiner Untersuchungen auf diese Fälle der Chromosomenneukombination gekommen bin, habe ich nicht untersucht, wie weit diese Qualitätenmischung verbreitet ist. Infolgedessen müssen wir auch der Möglichkeit Raum geben, daß ein mikroskopisch nicht nachweisbarer Austausch von Erbanlagen erfolgen kann.

Ich möchte mit diesem submikroskopisch verfolgbaren Austausch von Teilchen jene Erscheinung in Einklang bringen, daß die Konjuganten sich in der Weise aneinander lagern, daß ihre eigene Spaltungsebene senkrecht zur Konjugationsebene steht. Infolgedessen beteiligen sich also beide noch bloß virtuell anwesenden Tochterhälftender Ganzchromosomen an der Konjugation. Wenn die Neurekonstruktion bloß durch Austausch von größeren Teilen geschähe, dann wäre die beobachtete Art der gegenseitigen Lagerung der Ganzchromosomen nicht unbedingt nötig; sie könnten auch so konjugieren, daß ihre Spaltungsebene parallel mit der der Konjugation steht. Weil das aber noch nicht beobachtet worden ist, sondern die vier Tochterelemente in der Kreuzungsachse ihrer Spaltungs- und Konjugationsebene zugleich eine gemeinsame Berührungslinie haben, muß diese innige Berührung eine Bedeutung haben, die man auch als eine Bedingung der submikroskopischen Austauschmöglichkeit bezeichnen kann.

e. Zusammenfassung.

Wenn wir die Ausführungen dieses Abschnittes überblicken, so sehen wir, daß die innige Längskonjugation der Chromosomen — als das Wesentliche wäre die Innigkeit der Verbindung zu betonen — mit der Reduktion der Chromosomenzahl eigentlich nichts zu tun hat[1]). Dies geht schon daraus hervor, daß diese innige Vereinigung längst vor der reduzierenden Teilung gelöst wird, und die Chromosomen auf diese Zeit an einigen oder bloß an einer Stelle verbunden bleiben. Zur Reduktion der Chromosomenzahl genügt, daß je zwei Chromosomen irgendwie vereinigt werden. Höchst interessant ist, daß parallel konjugierte Fäden bei manchen Tieren nach der Spaltung nur an einem Ende verklebt bleiben, und mit einem Winkel

[1]) Obwohl dadurch doch auch diesem Zweck gedient wird.

um 180° unter Bildung von Stäbchentetraden so auseinanderklappen können — wie wenn sie nur end-to-end konjugierte Paare wären.

Wir können auf Grund dieser Erörterung nun den prinzipiellen Unterschied zwischen der Konjugation der Autosomen und Geschlechtschromosomen bei *Lygäus* und *Oncopeltus* nach Wilson verstehen. Die X- und Y-Chromosomen brauchen keine Qualitätenmischung, sie werden also deshalb nicht lange und nicht in der eigentlichen Konjugationszeit vereinigt. —

Die Längskonjugation dient also einem doppelten Zwecke: erstens wird dadurch erreicht, daß eine Gamete auf die Nachkommenschaft, trotz der Reduktion, an die homologen Chromosomen gebundene Chromatinteile (Erbanlagen) beider Großeltern übertragen kann, und zweitens wird dadurch auch die Reduktion vermittelt.

V. Einwände gegen die Längskonjugation.

Die Lage der konjugierenden Fädenchromosomen vor, während und nach der Konjugation erlaubt es, alle möglichen Einwände gegen die Längskonjugation und ihre Beweise aufzustellen. Die Quelle dieser Einwände ist die schwer feststellbare Chromosomenzahl während der Konjugation, die ähnliche Lagerung der Tochterchromosomen auch in normalen Mitosen (Rablsche Orientierung) und auch andre Momente.

Obwohl durch die Tatsachen meiner in der Studie II mitgeteilten Untersuchungen all diese Einwände ohne weiteres hinfällig werden, will ich sie trotzdem einer kritischen Betrachtung unterziehen, um so mehr als einige unter ihnen nur durch gründliche Kenntnis der Einzelheiten der Längskonjugation fallen können.

1.—2. Zwei von diesen Einwänden, nämlich erstens jene Behauptung, daß man die Chromosomenzahl vor der Konjugation nicht angeben könne und zweitens, daß man die Spaltungsbilder der Pachinemafäden, d. h. die schistonematischen Bilder durch verkehrte Einreihung der Stadien als Konjugationsvorgang deute, haben wir schon im vorigen Kapitel diskutiert und beide als für *Dendrocoelum* gegenstandslos zurückgewiesen.

3. Häcker (1900, S. 184—185) meint, daß die Anhänger der Längskonjugation zu ihren falschen Schlüssen durch zufälliges Zusammentreffen zweier, voneinander sonst unabhängigen Erscheinungen geführt worden sind. Die eine ist die frühe Längsspaltung der Chromosomen, die andre der durch die polare Anordnung gegebene und daher selbstverständliche Parallelismus der Fäden. Ungefähr gleichlautend ist die Meinung der meisten Gegner der Längskonjugation (Fick 1906, 1908, Goldschmidt

1906, 1908, MEVES 1907, 1908, WASSERMANN 1912), indem sie die Konjugationsbilder einfach als Täuschung durch eine in der frühen Prophase aufgetretene Spaltung der Chromosomen erklären[1]). Wir werden weiter unten sehen, was für einen Wert der Parallelismus der Fäden als Beweis für die Längskonjugation hat. Hier werde ich vor allem erörtern, was für eine Bedeutung der Längslichtung in den Chromosomen als Zeichen einer Teilung bzw. einer Spaltung beizumessen ist.

An der Hand der beistehenden Textfig. I möchte ich erklären, wieso ohne jede tatsächliche Spaltung in sich auflockernden Chromosomen auch optisch eine Längslichtung vorgetäuscht werden kann. — Nach den gleichlautenden Beschreibungen der Forscher beginnt nämlich die Auflockerung der Chromosomen meist an den axialen Teilen. Dementsprechend bezeichnet der obere Doppelkreis in der Textfigur den schematischen Querschnitt eines Chromosoms, dessen chromatische Substanz bei der Aufquellung mehr eine periphere, die imbibierte Flüssigkeit mehr eine zentrale Lage angenommen hat. Das Licht soll in der Richtung der Schraffierung durchfallen. Die Schraffierung veranschaulicht zugleich, daß die Strahlen in dem chromatischen Ring des Chromosoms nicht gleichlange Wege zurücklegen. Und wie verschieden lang der Weg der die verschiedene Teile des Chromosoms durchlaufenden Strahlen in der chromatischen Substanz ist, zeigt uns instruktiv die untere Figur, die in der Weise entstanden ist, daß die Längen der von den Strahlen in der chromatischen Substanz zurückgelegten Wege addiert und graphisch dargestellt wurden. Wir ersehen aus dieser Figur, daß das Licht an den seitlichen Teilen eines

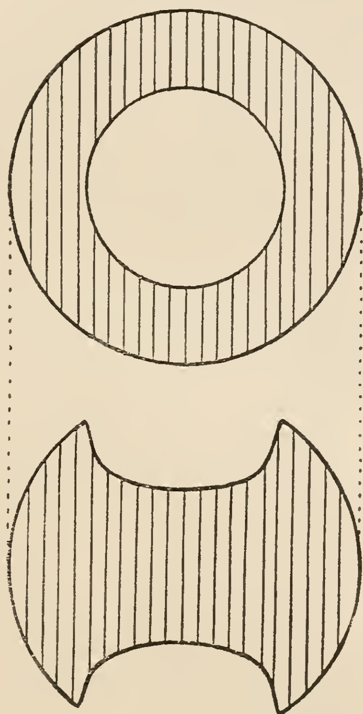


Fig. I.
Der Schein einer Längsspaltung der Chromosomen, optisch hervorgerufen.

[1]) Wie ich aus persönlichen Mitteilungen erfahre, hat Prof. GOLDSCHMIDT seine Meinung nach Untersuchen verschiedener Originalpräparate geändert und ist nun ein Anhänger der Parasyndesis.

solchen Chromosoms eine viel dickere chromatische Schicht durchdringt als in den mittleren. Dementsprechend wird es seitlich eine höhere Absorption erleiden als in der Mitte, d. h.: das Chromosom wird in der Mitte eine Längslichtung aufweisen. — Die Textfigur zeigt der Einfachheit halber ein rohrförmiges Chromosom. Die ungleiche Absorption wird aber überall, wo das Chromosom eine ungleiche Auflockerung seiner Substanz derart aufweist, daß die imbibierte Flüssigkeit mehr axial liegt, eintreten. Um eine optische Längslichtung der Chromosomen zu bekommen, brauchen die Chromosomen also keineswegs regelmäßig rohrförmig zu sein. Je größer natürlich die Differenzen in den chromatischen Substanzen der Peripherie und des axialen Teiles sind, um so schärfer tritt die optische Längslichtung hervor. Eine genau gleiche Täuschung tritt auch in dem Falle auf, wenn die chromatische Substanz an der Oberfläche des Chromosoms zu einer Spirale konzentriert ist.

Aus dem oben Gesagten folgt für mich, daß ich all den Angaben nicht viel Wert beimessen kann, denen zufolge aus einer Längslichtung der aufgelockerten Chromosomen ein Schluß auf eine Teilung derselben gezogen wird. Die Längslichtung kann als Beweis für die Einleitung der Teilung nur dann benützt werden, wenn man die Beobachtung an Querschnitten der Chromosomen macht. Solange dies nicht geschehen ist, kann die frühe prophasische Längslichtung der Chromosomen nicht als Beweis gegen die Längskonjugation verwertet werden.

4. Wir haben uns oben auch mit einer vierten Art von Argumenten gegen die Längskonjugation beschäftigt, nämlich mit Annahme einer Rückvereinigung von Chromosomenspalthälften. Auch für diese Möglichkeit sind in den *Dendrocoelum*-Oocyten keine Anhaltspunkte zu finden. Es ist nun interessant, daß Wassermann bei *Zoogonus* (S. 21, 60, 74—76 und Fig. 21—23), wo er eine Endkonjugation behauptet gefunden zu haben, vor dem Auftreten der normalen Chromosomenzahl in den früheren Prophasen eine Parallelität und eine weitere Vereinigung je zweier Fäden gesehen hat, was stark an die Erscheinungen der Längskonjugation erinnert. Wassermann will aber diese Bilder nicht als Zeichen der Längskonjugation anerkennen, weil nach diesen Zuständen nicht die reduzierte, sondern vielmehr die normale Chromosomenzahl auftritt. Im Gegenteil sieht Wassermann in dieser außerhalb der Chromosomenreduktion erscheinenden parallelen Lagerung der Fäden eine gute Gegenargumentation gegen die Längskonjugation. Er stellt sie, im Gegensatz zu Gregoire und Schreiners, von denen sie als Ausdruck der Längskonjugation betrachtet worden sind, den frühesten doppelfädigen Prophasenstadien in gewöhnlichen Mitosen gleich. Mir scheint aber, daß bei *Zoogonus*,

obgleich nach Wassermann in den auf die Scheinkonjugation folgenden Stadien die normale Zahl der Chromosomen zu finden ist, die Möglichkeit einer parallelen Konjugation nicht völlig von der Hand zu weisen ist. So viel ist nämlich sicher, daß wenn eine Scheinkonjugation zu der Normalzahl der Chromosomen führt, diese vor dem Aktus in der didiploiden Zahl anwesend waren. Wer kann aber feststellen, ob in solchen Fällen sich wirklich die Schwesterspalthälften zurückvereinigen? Ist es denn nicht möglich, daß jene Fähigkeit, die die väterlichen und mütterlichen Ganzchromosomen so energisch zur Vereinigung bringt, auch den Spalthälften zukommt, die selbst eigentlich Ganzchromosomen — nur unausgewachsene (Boveri) — sind. Dies können wir um so mehr annehmen, als wir z. B. nach Wilsons Untersuchungen wissen, daß die X- und Y-Geschlechtschromosomen sich nach einer Teilung in der Anaphase vereinigen können. In der Weise können wir diese didiploide Schleifenzahl als eine vierfache Garnitur der gleichen Chromosomenserie — die es auch sonst gibt — auffassen, wobei dann in der Konjugationszeit homologe väterliche und mütterliche Chromosomenhälften und nicht Schwesterchromosomen sich — wie Wassermann es meint — vereinigen würden. Die numerische Reduktion der normalen Chromosomenzahl würde dann durch die Endkonjugation bzw. in speziellem Fall von *Zoogonus* durch Segmentation des kontinuierlichen Knäuels folgen.

Nach dieser Deutung würde die Qualitätsmischung und die numerische Scheinreduktion in diesem Ausnahmefall in zwei voneinander unabhängige aufeinander folgende Etappen zerlegt. Wir sehen im Grunde etwas Ähnliches auch in der normalen Längskonjugation: die Qualitätenmischung geht dem Zustande, der zur Ermöglichung der Reduktion eigentlich allein nötig ist, dem Schistonemastadium voraus. Ein wesentlicher Unterschied würde allerdings darin liegen, daß hier die zwei Prozesse nicht unabhängig voneinander, wie beim *Zoogonus*, verlaufen.

Mag es sein wie es will, mit der Möglichkeit einer parallelen Chromosomenkonjugation darf man bei *Zoogonus* solange rechnen, als ausführliche Gegenbeweise nicht vorliegen. Dadurch ist aber zugleich auch die Beweiskraft gegen eine Längskonjugation in solchen Fällen erschüttert, wo es sich um Erscheinungen der Längskonjugation ohne numerische Reduktion der Chromosomen handelt (wie außer bei *Zoogonus* auch bei *Pachyulus*; zitiert nach Wassermann).

5. Das schwächste Argument gegen die Parallelkonjugation ist die seit Winiwarter herangezogene auffallende Dicke der Pachynemafäden gegenüber den früheren Leptonemachromosomen. Sie ist nach meiner, wie nach der allgemeinen Auffassung der Anhänger einer Längskonjugation

durch die einfache Kontraktion der univalenten Fäden nicht erklärbar und in meinem speziellen Fall des *Dendrocoelums* um so weniger, weil hier die Fäden in den Stadien, wo sie durch manche Reagentien als pachytäne fixiert werden, mehr als doppelt so dick, aber nicht viel kürzer als die leptotänen Bukettschleifen sind. Die Gegner behaupten aber, es «genüge die eintretende Verkürzung vollständig, um diese Verdickung zu erklären«. Dem muß immer die von mehreren Forschern ausgesprochene Bemerkung entgegengehalten werden, daß durch Kontraktion Übergänge zwischen dünnen und dicken Fäden zustande kommen müßten; sie sind aber nirgends beobachtet worden, vielmehr treten die dicken Fäden überall plötzlich auf.

6. Auch die zu der Konjugationszeit der Autosomen auftretende Duplizität der Monosomen ist von manchen Forschern (z. B. Wassermann S. 78, v. Kemnitz S. 493) gegen die Längskonjugation herangezogen worden. Eine Längslichtung der Monosomen ist z. B. von Buchner (1909, S. 367, 399) an Orthopteren, von v. Baehr an *Aphis* beobachtet worden. Demgegenüber müssen wir wiederholt betonen, daß die Duplizität der konjugierten Fäden noch gar kein Beweis, sondern höchstens ein Fingerzeig für die Entstehungsart sein kann. Außerdem ist, wie wir an unserm Objekt gesehen haben, auch an den Komponenten der längskonjugierten Chromosomen eine sekundäre schwache Längslichtung vorhanden, die derjenigen der Monosomen völlig entspricht. Sie steht senkrecht zu der helleren Konjugationsebene selbst. Hier wäre also Beweis und Gegenbeweis an einem und demselben Fadenpaar abzulesen und eben dieser Fall zeigt, wie geringen Wert man auf die Längslichtung der Monosomen als Gegenargument legen kann. Wir haben in den vierteiligen eusyndetischen Chromosomen doppelt zusammengesetzte Gebilde vor uns, sie bestehen einerseits aus zwei längs konjugierten Ganzchromosomen (Konjugationsebene ist die Längslichtung); jedes Ganzchromosom aber besteht aus zwei Spalthälften — Spaltungsebene ist die zur Längslichtung senkrecht stehende Nebenlängslichtung.

7. Man hat als Beweis gegen die Längskonjugation auch angeführt, daß Erscheinungen, die als charakteristisch für eine Längskonjugation gelten, auch anderswo vorkommen, wo eine Längskonjugation gar nicht vorkommt. Dahin gehört einerseits die nach Kühns Untersuchungen bekannt gewordene Parallelität der Fadenchromosomen in den parthenogenetischen Eizellen parthenogenetischer Weibchen, und anderseits noch mehr diejenige in den frühen Prophasen somatischer Mitosen. Demgegenüber sei folgendes bemerkt: a) Wie schon öfters gesagt, ist bloße Paral-

lelität noch kein Beweis für die Vereinigungsart je zweier Fäden. In den Bildern von KÜHN aber kann man weiter nichts als eine mehr oder minder hervortretende Parallelität der Fäden feststellen. Sie sind also keine Konjugationsbilder im Sinne von *Dendrocoelum*. Was die gründlichere Verwertung dieses Befundes von Kühn anbelangt, verweise ich auf die diesbezüglichen Erklärungen von SCHLEIP (1909, S. 426), der eine vergleichende Untersuchung über befruchtungsbedürftige und parthenogenetisch sich fortpflanzende Eizellen machte, und dem ich mich vollständig anschließe. — Sehr wichtig sind weiterhin zur Beurteilung dieser Frage die hierher gehörigen Untersuchungen von FRIES an *Branchypus* und an der parthenogenetischen Generation von *Artemia salina*. FRIES fand nur bei *Artemia*, nicht aber bei *Branchypus* unter den konjugationsbedürftigen Chromosomen vor der Konjugationszeit eine Längsspaltung. Eine Längslichtung oder Spaltung der *Branchypus*-Chromosomen ist später zwar zu beobachten, aber zu einer Zeit, wo die Schleifen schon in der haploiden Zahl anwesend sind, also schon konjugiert haben, wogegen die *Artemia*-Chromosomen zur Zeit der Parallelität (durch Längslichtung) in der Normalzahl anwesend sind. Wir haben hier also einen klaren Beweis dafür, daß in den Prophasen der Vermehrungszellen zweierlei Spaltungen auftreten können, wobei die Spaltung der Monosomen mit der Längslichtung der *Artemia*-Chromosomen und die der Autosomen mit derjenigen der *Branchypus*-Chromosomen vergleichbar ist.

b) Was nun die Parallelitätsbilder in den Prophasen der somatischen Mitosen anbelangt, so handelt es sich, um mit WASSERMANN zu reden, nur um eine aus ihrem übrigen Verlauf in einem günstigen Moment herausgegriffene Erscheinung, deren Weiterentwicklung in ganz anderer Richtung, nämlich zum Auseinanderrücken je zweier Tochterchromosomen führt. Wir stehen hier, wenn wir Mitose und Konjugation miteinander vergleichen, zwei reziproken Vorgängen gegenüber; bei dem einen ist die durch Längslichtung bezeichnete Parallelität der Ausgangspunkt für die Chromosomenbewegung, bei dem andern dagegen das Endstadium derselben. Daß gerade WASSERMANN die scheinbare Übereinstimmung der frühen prophatischen Erscheinungen der normalen Mitosen mit der Chromosomenkonjugation unter den Einwänden der Längskonjugation aufzählt, ist um so auffallender, als gerade er später zugunsten der Metasyndese anführt, daß die endweise Vereinigung der Chromosomen allgemein verbreitet ist, und auch im somatischen Knäuelstadium auftritt. Nach WASSERMANN ist also in dem einen Falle die allgemeine Verbreitung einer Erscheinung ein Beweis gegen ihre Existenzberechtigung, im andern Falle aber dafür. —

8. Als einen weiteren Einwand gegen die Längskonjugation erwähnt man die Synapsis oder Synizesis, die auch in Eizellen parthenogenetisch entstehender Generationen vorkommt, wo keine Chromosomenkonjugation stattfindet (z. B. v. Kemnitz 1913, S. 493[1]). Dies wäre aber nur dann stichhaltig, wenn Synapsis und Längskonjugation, d. h. Parallelität je zweier Fäden, untrennbar wären. Dem ist nach der Meinung mehrerer Forscher nicht so. Zuerst hat Buchner (1909, S. 397) ausgesprochen, daß Konjugation und Synapsis überhaupt nicht in Zusammenhang stehen. Viele Fälle sind über Chromosomenkonjugation ohne Synapsis beschrieben worden (z. B. bei *Planaria* von Schleip, bei *Brachycoelium* von v. Kemnitz und bei *Dendrocoelum* von mir). Wenn also eine Synapsis in parthenogenetischen Eizellen vorkommt, so ist das keinesfalls ein Beweis gegen die Existenzberechtigung der Längskonjugation, sondern bloß gegen den Zusammenhang dieses Konjugationsmodus und der Synapsis. Synapsis und Längskonjugation haben miteinander bloß zeitlich etwas zu tun, und zwar um so mehr, je länger die Fadenchromosomen im synaptischen Zustande verharren. Wie ich aus der Literatur ersehe, kann dies beinahe während des ganzen Bukettstadiums, also auch während des bivalenten Zustands der Chromosomen andauern. Eine Synapsis kann sogar auch vor dem Bukett im Knäuelstadium, selten auch im Ruhekern erscheinen.

Wir sind aus diesem Grunde gewissermaßen in Unsicherheit, was die Synapsis bedeuten soll. Bei manchen Tieren ist sie unabhängig von andern Erscheinungen, hier kann man also die Grenzen ihres Andauerns feststellen. Bei andern Tieren wird sie für gleichbedeutend mit der Konjugation oder mit dem Schleifenbukett überhaupt oder mit dem bivalenten Zustand der Chromosomen gehalten, weil diese durch die Synapsis als die markanteste morphologische Erscheinung gedeckt werden. Die Synapsis kann mit der Konjugation essentiell höchstens nur so viel zu tun haben als das sonst aus andern Gründen entstandene synaptische Bild durch die Bewegung der Chromosomen noch mehr verstärkt wird. — Wir müssen in der Synapsis den Ausdruck von zweierlei Erscheinungen erblicken: 1. Die Hauptrolle spielt eine schon von Häcker (1907, S. 82) beschriebene physiologische Veränderung der dünnen eben ausgebildeten Chromosomen, die eine meistens schlechte Fixierbarkeit und infolgedessen die künstliche Zusammenballung der Chromosomen mit sich bringt. In dieser Hinsicht gehört also die Synapsis zu den besten Beispielen solcher

[1]) Fries ist hier von v. Kemnitz wohl aus Versehen unter den Forschern genannt worden, die Angaben über eine Synapsis in Eizellen von parthenogenetisch entstandenen Weibchen ermittelt haben, weil Fries mehrmals (S. 65, 73, 74) ausdrücklich betont daß in der parthenogenetischen *Artemia* keine Synapsis vorkomme.

physiologischen Veränderungen, die nach Apáthy in der Fixierbarkeit des betreffenden Zellteiles erkennbar sind. Daraus können wir zugleich schließen, daß eine Synapsis auch in parthenogenetischen Eizellen auftreten kann. Sie kann ihnen auch fehlen, ohne daß dies besondere Bedeutung hätte, so gut wie sie auch in der normalen Oo- und Spermatogenese fehlen kann. 2. Die zweite Erscheinung, die in der Synapsis eine Rolle spielen kann, ist die Bewegung der Chromosomen, worauf Boveri (1904, S. 74) hingewiesen hat. Aus diesem Grunde kann aber die Synapsis leicht wegbleiben, weil die Bewegung der Chromosomen auch ohne Zusammenballung ausgeführt werden kann.

9. Die bisher aufgezählten Einwände versuchen topographische oder morphologische Gründe als Argumente gegen die Längskonjugation auszunützen. Es fehlt aber auch an solchen nicht, die physiologische Momente heranziehen. So behauptet Meves (1907, 1908), daß die Fäden die Möglichkeit freier Bewegung überhaupt nicht besitzen, weil dazu das Kerngerüst in jungen Spermatozyten viel zu dicht sei und auch Querverbindungen unter den jungen Fäden existieren sollen. Wassermann geht weiter, und spricht über neue rätselhafte Kräfte, die in den Genozyten und den Chromosomen wirksam seien, um die Längskonjugation zu erklären und zu ermöglichen. Nun sind die Tatsachen, die beim *Dendrocoelum* so klar zutage treten, die besten Beweise, daß die Chromosomen eine freie Bewegung benützen, und daß auch die rätselhaften Kräfte wirklich existieren (siehe Studie II, S. 92—95).

Wenn wir diese Fülle der Einwände nochmals überblicken, so sehen wir, daß sie den neueren Tatsachen nicht standhalten können, und so bleibt die Frage der Längskonjugation auch durch Interpretationen unangreifbar.

VI. Sind die Oo- und Spermatozyten den Zellen der vorherigen Vermehrungsperiode und denen des Somas gleich zu setzen?

Diese wichtige Frage knüpft sich, wie wir gesehen haben, eng an die Einwände gegen die Längskonjugation an. Sie würde verdienen, in einer ausführlichen Betrachtung behandelt zu werden, es fehlt mir aber an Zeit ein ausführliches Material aus der Literatur zusammenzustellen. Auf die Frage selbst gebe ich im Anschluß an Wilson (1913) eine verneinende Antwort und will nur in aller Kürze die allgemein bekannten Angaben der Literatur und meine eigenen Beobachtungen dafür ins Feld führen.

Zunächst ist die Frage zu stellen, ob man die Oo- und Spermatozyten mit den differenzierten Zellen des Somas und infolgedessen die Oo- und Spermatogonien mit den vermehrungsfähigen embryonalen Zellen des Körpers in Parallele stellen kann oder ob man die Oozyten und Spermato-

zyten selbst mit den vermehrungsfähigen Zellen des Organismus vergleichen muß. In letzterem Falle sind dann die Oo- und Spermatozyten zugleich auch ihrer eigenen vorhergehenden Zellengeneration: den gonialen Zellen gegenüber zu stellen. Hier ist leicht zu entscheiden: Mit dem Verlust oder der Unterdrückung der meisten allgemeinen Fähigkeiten im Interesse einer spezifischen Fähigkeit büßen die Arbeitszellen des Organismus meistens auch die Teilungsfähigkeit ein, sie werden zu den differenzierten Somazellen. Dagegen bewahren die Oo- und Spermatozyten sämtliche Fähigkeiten des Mutterorganismus und erweisen sich als noch immer teilungsfähige Zellen, an denen Differenzierungen sekundär nur im Interesse des Geschlechtes und zur Erhaltung der Art, aber nicht im Interesse des Organismus auftreten. Wir können also die Oo- und Spermatozyten in keiner Weise den arbeitsfähigen, differenzierten Zellen des Somas gleichsetzen, sondern sie nur mit den vermehrungsfähigen Zellen des Organismus, so auch den gonialen Zellen vergleichen.

Wenn wir nun die Unterschiede, die sich bei einem Vergleich der Oo- und Spermatozyten mit den gonialen und vermehrungsfähigen Zellen des Somas ergeben, suchen, so müssen wir eigentlich unser ganzes Wissen über die Oo- und Spermatozyten wiederholen. Denn, um mich allgemein auszudrücken, unser Wissen auf diesem Gebiet ist darum so außerordentlich umfangreich, weil diese Vermehrungszellen im Vergleich zu andern Zellen des Organismus viel Neues bieten. In aller Kürze werde ich nur folgende Punkte hervorheben.

1. Die Oo- und Spermatozyten zeigen gegenüber andern vermehrungsfähigen Zellen eine Einstellung der Teilungen auf lange Zeit, bei den Oozyten vieler Tiere auf Jahrzehnte hinaus. Ich lasse es dahingestellt, ob diese Verschiebung der Teilung als eine physiologische Teilungsmüdigkeit im Sinne R. Hertwigs aufzufassen ist, oder vielmehr dafür ein Hemmungsfaktor, der nach der letzten gonialen Teilung in beiden Schwesterzellen in Wirkung tritt, angenommen werden muß.

2. Die Oo- und Spermatozyten sind schon in dem Knäuelstadium der frühen Prophase größer als die gonialen Zellen in ihnen ganz entsprechenden Stadien. Dieser Vorsprung an Wachstum ist an den Oozyten bei *Dendrocoelum* sehr leicht zu sehen.

3. Während des Andauerns des Schleifenbuketts wachsen die Zellen beider Geschlechter weiter, was schon R. Hertwig durch die doppelte Chromatinmasse von der Konjugationszeit ab erklärt hat.

4. In den Eizellen folgt auf die erste eine zweite, die sogenannte Riesenwachstumsperiode. Dafür müssen wir in solitär wachsenden Eizellen eine vielfache Vermehrung des Kernchromatins annehmen.

5. In den Oo- und Spermatozyten entstehen in dem sogenannten Knäuelstadium viel längere Chromosomen als in den gonialen Zellen in entsprechenden Stadien. Diese Fäden sind weiterhin in Chromiolen differenziert, die sich früher nirgends zeigten.

6. Die langen Fädenchromosomen werden aus einem ungeordneten Zustande auf einen im Zellkörper gelegenen Punkt zentriert. Etwas diesem Vergleichbares haben frühere Stadien nicht. Bei dieser Orientierung reagieren die Fäden auf die Wirkung des Centriols an ihren beiden Enden, wogegen sie normaler Weise in den Mitosen an ihren mittleren Partien oder nur an einem Ende sich dem Centriol nähern. Ihre Rolle ist in den Mitosen nur passiv, in den Oo- und Spermatozyten dagegen aktiv. Diese Fadenchromosomen zeigen außerdem das merkwürdige Charakteristikum, daß sie schwer fixierbar sind und infolgedessen bei Gebrauch der meisten Fixierungsmittel sich zusammenballen. Etwas diesem Ähnliches geschieht in andern Prophasestadien nicht. Daher ist die Synapsis für die Oo- und Spermatozyten, wo sie vorkommt, ein mikrotechnisches Charakteristikum.

7. Die Bukettfäden führen eine höchst merkwürdige Ortsveränderung aus, damit gewisse einander entsprechende Paare zusammentreffen. Es tritt, kurz gesagt, ein Konjugationstrieb unter ihnen auf, der in früheren Generationen und in somatischen Zellen fehlt.

8. Als Resultat dieser Bewegung kommt die Konjugation zustande, eine innige Vereinigung je zweier homologer Chromosomen, die sich sonst im Organismus niemals beobachten läßt.

9. In vielen Tieren werden die Geschlechtschromosomen morphologisch von den Autosomen erst in den Gonozyten unterscheidbar. Sie waren früher nach Form und Verhalten Autosomen gleich.

10. In den Oo- und Spermatozyten treten die bekannten diakinetischen oder — nach meiner Terminologie — die chalasthosyndetischen Figuren (Schistonemen) auf, die in den Oozyten monatelang bestehen und in andern Zellen vollständig fehlen.

11. Das Centriol legt in den jungen Gonozyten von seinem ursprünglichen Platz, wo es am Ende der Telophase der letzten Teilung gestanden hat, einen Weg von 180° in meridionaler Richtung bis zum Bukettpol zurück, was gleichfalls sonst nirgends nachgewiesen worden ist.

12. Das Centriol entwickelt vom Knäuelstadium an eine besonders im Laufe der Oogenese fortwährend zunehmende Strahlung, die in den Spermatozyten mehrere Tage, vielleicht wochenlang, in den Oozyten sogar mehrere Monate bestehen bleibt.

13. In den meisten Tieren haben die Chromosomen der Oo- und

Spermatozyten eine ganz andre Form, als in der letzten gonialen und in den somatischen Mitosen.

14. Die Oozyten und Spermatozyten machen eine heterotypische Teilung durch.

15. Einige Forscher wie Winiwarter und Vejdovsky unterscheiden die Oo- und Spermatozyten von den Oo- und Spermatogonien erst von dem Synapsisstadium an, mit der Begründung, daß morphologisch wahrnehmbare Veränderungen, die typisch für diese Zellgeneration seien, erst mit der Synapsis einträten. Während der der Synapsis vorhergehenden Ruhekernperiode also sind nach diesen Forschern die Zellen noch als Oo- bzw. Spermatogonien zu bezeichnen, und es entscheidet erst das Knäuelstadium, ob sie auch weiterhin Oogonien bleiben oder zu Oozyten werden. Die Mitochondrien der *Dendrocoelum*-Oozyten geben uns aber sehr gewichtige morphologische Beweise dafür, daß schon in den letzten gonialen Teilungen die Entwicklung der zwei Schwesterzellen zu Spermatozyten bzw. Oozyten endgültig entschieden ist, wonach es also schon dort bestimmt ist, daß eine Synapsis auftreten wird. Es haben nämlich die jungen Oozyten bis zum Eintreten der Chalasthosyndese elliptische, scheibenförmige, beinahe blutplättchenähnliche Mitochondrien, die von der Kante her gesehen als kurze Stäbchen erscheinen. Diese Mitochondrien sind in der Studie II in die Fig. 27, 30, 34 eingetragen. Wir sehen sie in diesen Figuren als helle elliptische Plättchen oder — bei Seitenansicht — als scharf konturierte dunkle Stäbchen. Auch in den Spermatozyten treten solche Mitochondrien auf. Hier entwickeln sich aber unter den andern dünnfädigen Mitochondrien anfangs nur ein und durch dessen Teilung zwei bis vier Körper. Jeder Spermatide wird ein solches elliptisches Plastosom zuteil. Das Wichtige für uns ist, daß diese elliptisch-scheibenförmigen Körper in den Oozyten nur bis Ende des Buketts beibehalten werden. Nachher sind bloß fadenförmige Mitochondrien wie in den Oogonien vorhanden. Diese besonderen Mitochondrien sind also nur für die junge Oozyte, nur für die erste Wachstumsperiode, für die Phasen der Präsyndese und Eusyndese charakteristisch. Sie treten in den jungen Oozyten bald nach der letzten oogonialen Teilung auf und verschwinden gleichzeitig mit der Lockerung der Konjugation. Sie sind also charakteristische Unterscheidungsmerkmale der Oozyten nicht nur den Oogonien gegenüber, sondern auch gegenüber der zweiten Wachstumsperiode der Oozyten selbst.

Der 15. Punkt der Unterscheidungsmerkmale lautet: Die Oo- und Spermatozyten sind bei *Dendrocoelum* von andern teilungsfähigen Zellen des Organismus, also auch von den Oogonien, durch besondere Mitochon-

drien unterschieden. Sicher gehören hierher auch die Nebenkerne der Spermatozyten und das Dotterkernlager der Oozyten.

Wenn wir diese Merkmale auf ihre Wertigkeit untersuchen, so sehen wir, daß sie einerseits graduelle, anderseits ausschließliche sind. Als graduelle können wir die ersten vier, den zwölften und zum Teil den fünften Punkt bezeichnen. Ich will damit nicht sagen, daß sie minderwertig wären. Denn wir müssen eine Zelle auch in Ermangelung ausschließlicher Kennzeichen als neu bezeichnen, wenn sie sich statt sich binnen kurzem zu teilen, und obgleich in ihr die Chromosomen fertig sind, erst nach Wochen, Jahren oder Jahrzehnten teilt. Wir müssen auch dann weittragende Veränderungen annehmen, wenn eine Zelle mit der doppelten Chromatinmasse nach einer Ruheperiode nicht zur sonst normalen Teilung schreitet, sondern weiter und immer weiter wächst.

Wie sehr die fundamentale Fähigkeit der Teilung bei den Oozyten, verglichen mit gewöhnlichen teilungsfähigen Zellen, gelitten hat, beweisen am glänzendsten die Reifeteilungen der Branchellioneizellen nach Apáthy. Bei diesem Tier und nach Apáthy bei vielen andern Hirudineen mit oligolecithalen Eizellen verharren die Zellen in der Metaphase mit eingestellter Spindel und Äquatorialplatte mehrere Monate. Es arbeitet hier also ein starker Hemmungsfaktor.

Diese graduellen Unterschiede gesellen sich also als ebenbürtig zu den unanfechtbaren ausschließlichen Unterschieden, und beide zeigen, daß man nicht ohne Grund den Begriff der Oo- und Spermatozyten aufgestellt hat.

Manche von den erwähnten Unterscheidungsmerkmalen können vereinzelt hie und da auch in andern Zellen vorkommen, nirgends sind diese aber von so langer Dauer (Synapsis, Eusyndese, Chalasthosyndese); nirgends sind sie — und dies ist für uns wesentlich — zugleich auch von den übrigen Erscheinungen oder auch nur von einer Gruppe derselben begleitet.

Ähnliche Betrachtungen gelten, wenn die Reifeteilungen mit andern Mitosen verglichen werden. Häcker zählt in seiner Chromosomenarbeit (1907, S. 105) die »angeblichen« ausschließlichen Merkmale der heterotypischen Teilung auf und weist (S. 104, 111) auf Fälle in normalen oder künstlich beeinflußten Mitosen hin, die mit dem einen oder andern dieser Merkmale vergleichbar sind. Nirgends aber findet er alle Erscheinungen gleichzeitig zusammen.

Ich möchte auch betonen, daß manche der seit Häckers Arbeit (1907) gründlich erkannten Erscheinungen, wie das Schleifenbukett, die

Ortsveränderung der Chromosomen, die Längskonjugation, die Ortsveränderung des Centriols um 180°, für die Oozyten ganz spezifisch sind und ähnliches in andern Zellen nicht vorkommt.

VII. Theoretisches über die Konjugation der Chromosomen.

a. Unterscheiden sich die Chromosomen nach dem Geschlecht?

Wir haben schon mehrmals besprochen und nachgewiesen, daß in der Konjugation homologe Chromosomen in der Weise zusammenkommen, daß ihre gegenüberliegenden Teile essentiell gleich sind und daß das eine von väterlicher, das andre von mütterlicher Herkunft sein muß. Es erübrigt hier die Frage zu erörtern, ob irgendeine Spur der elterlichen Herkunft an den Chromosomen anzunehmen ist oder nicht. Die Wissenschaft hat diese Frage schon längst verneint. Boveri hat schon 1892 (S. 405) ausgesprochen, daß nicht der geringste Grund dafür besteht, irgendeine Differenz zwischen mütterlichen und väterlichen Chromosomen anzunehmen. Seither hat man allerdings entdeckt, daß auch für die Vererbung des Geschlechtes, wie für andre Eigenschaften Chromosomen anzunehmen sind. Trotzdem ist damit der Satz Boveris nicht ungültig geworden, da sich herausstellte, daß nicht sämtliche Chromosomen Träger des Geschlechts sind, sondern eine sehr beschränkte Zahl, meistens nur eines. Trotzdem müssen wir unter den konjugierenden homologen Chromosomen individuelle Unterschiede annehmen, sonst würde die Konjugation keinen Sinn haben.

Federleys Bastardforschungen an *Pygaera*-Arten haben den schlagendsten Beweis erbracht, daß bei der Konjugation je zweier Chromosomen nicht die väterliche oder mütterliche Herkunft, sondern bloß soviel wichtig ist, daß sie überhaupt von zwei verschiedenen Individuen herstammen. Federley hat einen männlichen primären Bastard *Pygaera* (*curtula* ♂ × *anachoreta* ♀) mit 59 Chromosomen — unter denen 29 dem *curtula*-Vater und 30 der *anachoreta*-Mutter angehören — mit einer reinen *anachoreta*-Mutter zurückbastardiert und so den sekundären Bastard (*curtula* ♂ × *anachoreta* ♀) ♂ × *anachoreta* ♀ erhalten. Es sind also in dem sekundären Bastard 30 + 30 *anachoreta*-Chromosomen beisammen, die einerseits direkt, anderseits durch Vermittlung eines primären Bastards maternell sind. Nun berichtet Federley (S. 49—52), daß diese *anachoreta*-Chromosomen in einer regelrechten Synapsis untereinander konjugieren, wodurch die nach dem Beispiel des primären Bastards zu erwartende Anzahl (89) der Chromosomen wieder auf 59 herabgesetzt wird. Die Hälfte der hier zusammentretenden *anachoreta*-Chromosomen ist nur insofern väterlich, als sie von einem

männlichen *curtula* ♂ × *anachoreta* ♀-Bastard stammen; sie können aber nicht als irgendwie verändert bezeichnet werden, denn sie haben vorher in den Spermatozyten des Bastardvaters keinerlei Konjugation durchgemacht. — Ich glaube, nach diesem Falle können wir unsre Formulierung des Vorgangs und Wesens der Chromosomenkonjugation (S. 4) dahin verändern, daß darin nicht väterliche und mütterliche vereinigt werden müssen, sondern nur Chromosomen von zwei verschiedenen Individuen. Die konjugierenden Chromosomen sind also nicht geschlechtlich, sondern individuell verschieden. Auch das Federleysche Beispiel zeigt, daß die Ausbildung zweier Geschlechter für die Vererbung nur etwas Sekundäres und phylogenetisch auch sekundär Auftretendes ist, sekundär deswegen, weil dadurch die Konjugation von Chromosomen zweier Individuen sicherer gewährleistet wird. Wir wissen, daß die Geschlechtszellen morphologisch und physiologisch ihre Erzeuger wiederspiegeln, sie sind weiblich oder männlich. Das betrifft aber die Mehrzahl der Chromosomen nicht. — Es liegt hier der Gedanke nahe, daß, wenn man künstlich andre Bedingungen der Entwicklung schaffen könnte, um dadurch zwei weibliche oder zwei männliche Vorkerne von zwei Individuen gleichen Geschlechts zum Verschmelzen zu bringen, ein ganz normales Individuum entstände.

b. Versuche zur kausalen Begründung der Konjugation.

Es fragt sich weiter, ob es möglich ist zu erklären, warum die Konjugation gerade in den Vermehrungszellen unter den Chromosomen eintritt.

b *a*) Eine kausale Begründung findet Wassermann (S. 91—96) in der erhöhten Chromatinmenge, womit die Geschlechtszellen in der Konjugationszeit zu operieren haben.

Dem Leser ist die schon vielfach ausgesprochene Meinung bekannt, daß in den vor der Chromosomenkonjugation stehenden Zellen Erscheinungen hervortreten, die sich im Auftreten von Chromosomen und im Aktivwerden des Centriols kundgeben, die man darnach gewissermaßen als beginnende Teilungserscheinungen der Zellen und des Kernes charakterisiert. Die Teilung bleibt aber aus, so argumentiert Wassermann, sie wird unterdrückt, und die Zelle arbeitet jetzt mit einer Chromatinmasse weiter, die in normalen Fällen unbedingt zur Auflösung der Zelle in zwei neue Individuen führen müßte. In vermehrungsfähigen Zellen findet eine andauernde Chromatinsynthese statt; und folglich nimmt das Chromatin zu. Auch für die vor der Konjugation stehenden Zellen ist anzunehmen, daß diese ohnehin schon maximale Chromatinmasse weiterwächst, daß wir es also bei dem nächsten Teilungsschritt, den Wassermann bei *Zoogonus* in der sekundären Segmentation des kontinuierlichen

Knäuels auf haploide Zahl der Chromosomen erblickt, mit einem syndiploiden[1]) Kern zu tun haben. Darin meint WASSERMANN den Grund zur Reduktion der Chromosomen aufzufinden, und gelangt damit zu dem Paradoxon, »daß . . . vermehrte Chromatinmenge zur Verringerung der Chromosomenzahl führt«. (S. 95).

Der Autor zieht zur Begründung dieses Satzes die experimentellen Untersuchungen von NEMEC über die Kernteilungsphänomene an chloratisierten Wurzeln heran. Diese Experimente scheinen in der Tat für die WASSERMANNsche Interpretation der Chromosomenreduktion eine gewichtige Stütze zu bieten, darum müssen wir uns etwas eingehender mit ihnen beschäftigen.

NEMEC erreicht durch Chloralisierung der Wurzelspitze, daß bei den in Karyokinese begriffenen Zellen die Umwandlungen der Kernteilungsfigur aufgehalten werden, die Teilungsfigur sich rückbildet und die Tochterchromosomen einer Metakinese sich wieder zu einem Kern vereinigen, oder wenn sich in der Zelle schon zwei Kerne gebildet haben, diese später verschmelzen. Dadurch entstehen »didiploide Kerne« und weiter bei nochmaliger Chloralisierung, wenn das Gift auf eine solche Zelle wieder während der Teilung einwirkt, tetradiploide usw. NEMEC behauptet, daß in solchen Zellen, die nach ihrer Größe syndiploide waren, oft nicht die erwartete syndiploide Zahl der Chromosomen eintritt, sondern die Hälfte oder sogar in einer tetradiploiden die Normalzahl: es ist hier also eine Reduktion eingetreten.

WASSERMANN stützt sich auf diese Resultate und behauptet, daß auch in den Geschlechtszellen die Chromosomenreduktion durch die erhöhte Chromatinmenge hervorgerufen wird.

Es scheint aber, daß die Beweise NEMECS nicht einwandfrei genug begründet sind, um ohne jedes Bedenken als Stütze weitgehender Spekulationen dienen zu können. NEMEC hat nur soviel einwandfrei festgestellt, daß unter der Wirkung des Chlorals syndiploide Kerne entstehen. Es scheint auch das sicher zu sein, daß diese syndiploiden Kerne irgendwie zu normalen Kernen reduziert werden, weil vorige nach einer gewissen Zeit aus dem Gewebe verschwinden. Diese Reduktionsweise nennt NEMEC autoregulativ, wobei er einen direkten und indirekten Weg unterscheidet. In der Beurteilung der Chromosomenreduktion ist für NEMEC einerseits die Zellgröße, anderseits eine paarige, der heterotypischen Teilung entsprechende Zusammenstellung der Chromosomen in der Äquatorialplatte maßgebend. Er hält sich für berechtigt, von einer direkten Reduktion zu sprechen, wenn in einer Zelle, die doppelt so groß ist wie die benach-

[1]) Syndiploid heißt ein Kern, wenn er über das Mehrfache des Chromatins verfügt, das in einem normalen, ausgewachsenen sich vorfindet.

barten, statt der erwarteten Chromosomenzahl nur die Hälfte erschienen ist; dabei stützt sich Nemec auf die von Boveri und Gerasimof gefundene Proportionalität zwischen Zellgröße und Chromosomenzahl. Aus ihr leitet er ab, daß diese großen Zellen ursprünglich den syndiploiden Chromosomenbestand gehabt haben müssen. Dies ist also bei Nemec bloß eine angenommene, aber nicht bewiesene Sache. Die von den erwähnten Forschern angestellten Experimente waren nämlich ohne Chemikalien, ohne jede Giftwirkung ausgeführt, sie waren Naturexperimente, wo man sich auf die Resultate ruhig verlassen konnte. Gegen die Nemecschen Versuche (siehe S. 11—73) aber kann man wohl einwenden, daß auch normale Zellen unter der Giftwirkung auch ohne Vermehrung ihrer Chromatinmenge in ihrem Zellkörper auf das doppelte heranwachsen können, oder daß ungleiche Zellteilungen auftreten könnten, wo bei normaler Verteilung der Chromosomen der einen Tochterzelle eine kleine, der andern eine überwiegende Protoplasmamasse zuteil wird. Eine solche Möglichkeit wird auch durch einzelne Angaben Nemecs selbst gestützt. Er berichtet, daß bei *Vicia faba* bei der Kernteilung verschiedene Abnormitäten, wie ungleiche Chromosomenverteilung auftreten können. Solange derartige Möglichkeiten bei diesen Chloralversuchen nicht berücksichtigt werden und ihr Vorhandensein durch sorgfältige Untersuchungen nicht ausgeschlossen ist, halte ich den Satz nicht für erwiesen, den Nemec, gestützt auf Godlewskis jun. gleichlautende Versuchsresultate verallgemeinert, nämlich »daß der Zelle bzw. dem Kern überhaupt zukommt die Chromosomenzahl zu regulieren« (1910, S. 29) und möchte vor allem diese autoregulative Reduktion nicht wie Wassermann als Basis allgemeiner Betrachtungen benützen.

Ebenso skeptisch stehe ich aus den oben erwähnten Gründen auch den Beweisen Nemecs für die indirekte Chromosomenreduktion in syndiploiden somatischen Zellen gegenüber. Hier ist nach Nemec neben der Zellgröße die paarweise Gruppierung der syndiploiden Chromosomen in der Äquatorialplatte und der heterotypische Charakter der Teilung, der dem Schema der Geschlechtszellenteilung entspricht, ferner die Spaltung der auseinanderrückenden Ganzchromosomen während der Metakinese für seine Auffassung beweisend. In normalen Zellen waren dies hinreichende Beweise; mir drängt sich aber bei diesen Experimenten das Bedenken auf, ob nicht anormal verändert gelagerte Chromosomenspalthälften das Bild paarweise stehender Ganzchromosomen vortäuschen, und ob es weiterhin nicht dem Chloral zuzuschreiben ist, daß die auseinanderrückenden Chromosomenhälften eine Längsspaltung aufwiesen. Im übrigen ist die Spaltung der zum Pole hinrückenden Chromosomen

gar kein Beweis dafür, daß sie ungeteilte Ganzchromosomen seien, weil vereinzelt schon auch in normalen Fällen eine Längslichtung an sicher festgestellten Tochterelementen in diesen Teilungsstadien beobachtet worden ist.

Nehmen wir aber trotzdem an, daß die Versuche Nemecs unangreifbar sind, daß seine Resultate keine Nebengedanken zulassen, so muß doch noch die Seite der Frage beantwortet werden, ob es berechtigt ist, aus derartigen an Somazellen angestellten experimentellen Resultaten allgemeine Schlüsse auf natürliche Vorgänge an Geschlechtszellen zu ziehen. Den Satz näher formulierend können wir fragen, ob Wassermann berechtigt war, von der Erfahrung, daß experimentell hergestellte syndiploide Kerne der Arbeitszellen durch Reduktion diploid werden können, die Ursache der Chromosomenreduktion in den Geschlechtszellen abzuleiten und die abnorm vergrößerte Chromatinmasse als Grund zur Reduktion anzunehmen.

Wir haben sehr gewichtige Gründe gegen diese Argumentation, wonach eine vermehrte Chromatinmenge zur Verringerung der Chromosomenzahl führen würde (S. 95). — Vor allem müssen wir auf die ausnahmslose Tatsache hinweisen, daß bei keiner teilungsfähigen Zelle die Erhöhung der Chromatinmenge auf das doppelte zur Halbierung der Chromosomenzahl führt. Im Gegenteil wird die Zahl der Chromosomen durch Teilung verdoppelt. —

Wenn Wassermann bei den syndiploiden Kernen die abnorm erhöhte Chromatinmenge als Ursache der Reduktion für wichtig hält, dann müssen wir ihm die Spyrogyrafäden von Gerasimoff mit ihrer doppelten Chromatinmasse entgegenhalten, die damit jahrelang gelebt und mit entsprechenden Kernen doppelt so große Geschlechtszellen wie die normalen Individuen erzeugt haben. Die abnorm große Chromatinmasse hat hier keine Reduktion herbeigeführt. Neben *Spyrogyra* wäre auch auf die Dispermieversuche Boveris hinzuweisen, wo in manchen Larvendritteln oder -vierteln durch die unrichtige Chromosomenverteilung Zellen mit abnorm großer Chromatinmasse entstehen, ohne daß eine Reduktion einträte. Diese Experimente waren eben gegenüber den Nemecschen ohne Giftwirkung ausgeführt.

Da es sich für uns vor allem um die Erklärung der Reduktion in den Geschlechtszellen handelt, will ich noch einige Beispiele von Geschlechtszellen selbst anführen, wo trotz abnorm großer Chromatinmasse keine Reduktion herbeigeführt wird. Erwähnenswert sind einmal die Bastardfälle, wo eine abnorm erhöhte Chromatinmenge während der Konjugationszeit erscheint und trotzdem, wie die *Pygaera*-Bastarde Federleys eklatant zeigen, eine Chromosomenreduktion unterbleibt.

Es kann sogar, da die Chromosomen nicht konjugieren, in der Nachkommenschaft ein syndiploider Bastardkern entstehen, ohne autoregulativ reduziert zu werden. Bessere Beispiele sind vielleicht noch jene parthenogenetischen Eizellen, die nur eine Reifeteilung durchmachen, deren Nachkommenschaft infolgedessen diploide Kerne besitzt. Bei in solcher Weise entstandenen Eizellen wird zu der Konjugationszeit genau so eine abnorm erhöhte Chromatinmenge, aber keine Reduktion auftreten. — Gegen Wassermanns Auffassung liefern auch die Rieseneier einen sehr wichtigen Gegenbeweis. Ich habe solche selbst im *Dendrocoelum* gefunden. Sie sind doppelt so groß wie gewöhnliche Eier und haben zweimal so große Kerne mit didiploider Chromosomenzahl, statt 14 sind 28 Elemente zu zählen. Dementsprechend treten in den syndetischen Stadien 14 Chromosomenpaare auf. Unter den sechs von mir gefundenen Rieseneiern waren drei ganz ausgereift, zwei mit diplotänen, eines mit leptotänem Bukett. In allen diesen Zellen bleibt nach der Konjugation, d. h. nach der Scheinreduktion die zu erwartende diploide Chromosomenzahl erhalten. Wenn aber zur Zahlenreduktion eine abnorm erhöhte Chromatinmasse führen müßte, wäre hier wohl eine zweimalige Reduktion zu erwarten, um so mehr, als die Chromosomen in diesen reifenden Zellen zur Konjugation ohnehin abgestimmt sind. Geschicht dies nicht, so ist klar, daß nicht die Chromatinmasse über die Reduktion entscheidet.

Sehr gewichtig ist auch, daß ich Oogonien mit didiploider Chromosomenzahl (28) gefunden habe. Diese Zellen hätten, wenn die abnorme große Chromatinmenge ein genügender Grund zur Reduktion wäre, schon längst sich zu Oocyten umwandeln und Reduktionsfiguren aufweisen müssen, um so mehr, weil vielleicht schon in der nächsten Zellengeneration diese Erscheinung auch in normalen Fällen ohnehin eintreten würde. Da das nicht geschehen ist, müssen wir wiederum den Schluß ziehen, daß die Ursache der Reduktion anderswo als in Veränderungen der Chromatinmasse zu suchen ist.

Wir dürfen auch nicht vergessen, daß wohl die Oozyten eine abnorm erhöhte Chromatinmasse besitzen, aber in den Spermatozyten nichts davon zu finden ist, weil hier normal große Chromosomen in die Konjugation eingehen.

b *b*) Mein phylogenetisch-kausaler Erklärungsversuch. Unsre Kenntnisse sind heute noch nicht so weit gediehen, daß wir die im ganzen Tier- und Pflanzenreich so auffallend gleich und »zweckmäßig« funktionierende Einrichtung kausal verstehen könnten. Ich versuche trotzdem zu begründen, daß meiner Auffassung nach die Konjugation der Vermehrungszellen und die der Chromosomen selbst eine gemeinsame Grundlage besitzt. Nehmen wir mit der Mehrzahl der Forscher an,

daß diese Grundlage das Abschwächen der Funktionsfähigkeiten ist, das infolge der langen ungeschlechtlichen Vermehrung eingetreten ist. Zunächst wird auch die Chromosomenkonjugation unter Mitwirkung des Geschlechtstriebes durchgeführt, wie die der Vermehrungszellen selbst.

Wenn wir als nächstliegenden Grund zur Konjugation den Geschlechtstrieb der Chromosomen annehmen, so nähern wir uns damit Häckers schon 1903 (S. 379) ausgesprochener Meinung, daß zwischen den zweielterlichen Chromosomen in dem Gonozytenstadium eine gewisse Affinität zur Wirkung kommt, die unter den gleichnamigen Chromosomen nicht existiert. Heute müssen wir annehmen, daß dieses Fehlen der Affinität einerseits unter den paternellen, anderseits unter den maternellen Chromosomen nichts andres als ihre qualitative Verschiedenheit: die Fremdheit ihrer Anlagen ist. Die Frage, von welcher Art diese Affinität unter den Chromosomen sein mag, beantwortet Häcker nicht, er vergleicht sie nur mit der sexuellen Affinität einerseits zwischen Ei- und Samenzellen, anderseits zwischen den Kernen derselben.

Der Kernpunkt meiner Auffassung bezüglich des Zustandekommens der Chromosomenkonjugation ist folgender. Die Vorbedingung einer Konjugation unter den Chromosomen ist heute ihre zweielterliche Herkunft. Denn nirgends tritt eine Konjugation auf, wo die Chromosomen nur von einem Mutterorganismus abstammen und in der haploiden Zahl anwesend sind. Diese zwei Tatsachen zwingen uns zu dem berechtigten Rückschluß, daß auch einst in der Phylogenese jeder Tierart der ersten Chromosomenkonjugation die Kopulation zweier Kerne von verschiedenen Individuen vorhergehen müßte. Darüber kann kein Zweifel sein. — Selbstverständlich geschah diese Vereinigung der zweielterlichen Kerne vor mehreren Generationen von Zellen oder von Protisten, bevor die erste Chromosomenkonjugation auftrat. —

Die Frage kann nun die sein, ob diese ersten kopulanten Kerne mit reduzierter Chromatinmasse bzw. Chromosomenzahl zusammentreffen oder nicht. Weil gemäß unsrer Grundannahme der ersten Chromosomenkonjugation die Kopulation von zwei Kernen vorausgehen müßte und weil bei einer Reduktion die Chromosomenkonjugation die Vorbedingung ist, folgt daraus der weitere logische Gedanke, daß die ersten kopulierenden Kern nicht in reduziertem Zustande verschmolzen. Sie könnten auch nicht reduziert werden, weil sie mit einer einfachen Chromosomengarnitur ausgerüstet waren. — Um dieser Annahme eine Stütze zu geben, können wir wieder von rezenten Erfahrungen ausgehen. Wir sehen in der Tierwelt, daß die Spermatozoen mit der halben Chromosomenzahl und halben Chromatinmasse als zu den verschiedensten Differenzierungen fähige und gegen

ungünstige Lebensumstände sehr wiederstandsfähige Lebewesen existieren. Wir sehen, daß nach der fakultativen Parthenogenese Lebewesen mit der halben Chromosomenzahl existenzfähig sind. Wir wissen, daß auch in der Metagenese der Pflanzen eine haploide Generation regelmäßig vorkommt. Wenn also die halbe Chromosomenzahl und Chromatinmasse auch heute noch ein Dasein ermöglicht, um so mehr konnte sie in der ersten Zeit der Phylogenese der Fortdauer der Art dienen. Meiner Auffassung nach lebten also die Organismen in den ersten Zeiten ihrer Phylogenese, im Gegensatz zu ihren heutigen Vertretern mit einer halben Chromatinmasse oder Chromosomenzahl. Wir müßten also eigentlich im Gegensatz zum gewöhnlichen Sprachgebrauch für ein Lebewesen seine haploide Chromosomenzahl als normal bezeichnen. — Es ist nicht unsere Aufgabe, uns damit kritisch zu beschäftigen, durch was für Umstände die ersten Lebewesen zu einer Vereinigung veranlaßt worden sind. Ich bemerke bloß, daß dies am zweckmäßigsten stets nach einer Teilung hat geschehen können, wo die vereinigten Kerne erst so groß waren als die Partner einzeln in ausgewachsenem Zustande sind.

Die geschlechtliche Vermehrung erfolgt immer nach mehrmaligen ungeschlechtlichen Generationen sowohl bei den Protisten wie den Keimbahnzellen. Nach dem heutigen Stande der Wissenschaft treten direkt infolge der ungeschlechtlichen Vermehrung in den Germinalzellen oder den Protisten Veränderungen auf, die die Abschwächung oder Abnahme der Lebensfähigkeiten bedeuten. Die Korrektion dieses Zustandes erfolgt durch Verschmelzen zweier Individuen oder deren Vermehrungszellen. Das Verschmelzen wird durch den zu dieser Zeit erwachenden Geschlechtstrieb ermöglicht. Es ist auch jene Tatsache bekannt, daß in der Ausübung der Lebensfunktionen nicht alle Teile der Zellen eine gleiche Rolle spielen, sondern darin die Führerschaft dem Kerne gebührt, und zwar auch hier seiner chromatischen Substanz, also den Chromosomen. Infolgedessen können wir mit größter Wahrscheinlichkeit behaupten, daß, wenn im Körper der Protisten oder der Germinalzellen etwas eine Korrektion benötigt, als solche in erster Reihe die Chromosomen zu bezeichnen sind. So können wir theoretisch die Vermehrungszellen hinsichtlich der Konjugation durch ihre Chromosomen ersetzen. — Zuerst wollen die Chromosomen ihren Mangel nach dem Muster der Vermehrungszellen durch eine Konjugation korrigieren; dies ist ja möglich, weil sie in gleicher Zahl von zwei Individuen abstammen und also auch die Partnerchromosomen individuelle Verschiedenheiten aufweisen. — Dieser Prozeß hilft aber der Vermehrungszelle nicht, weil dadurch neue Qualitäten für den Organismus nicht entstehen. Es können bloß neue Gruppen von Quali-

täten innerhalb der Grenzen der individuellen Verschiedenheiten zustande gebracht werden, was nur der Art — nicht dem Individuum — nützen kann, weil dadurch ein hoher Grad von Unterschieden in der Nachkommenschaft erzielt wird. Aber aus dem Zustande der wegen einer Selbstkorrektion verklebten Chromosomen zieht der Organismus oder die Vermehrungszelle den großen Nutzen, daß er oder sie bei der Reduktionsteilung die zwei Sortimente von Chromosomen trennen kann, und so der ursprüngliche haploide Zustand — der Zustand der ehemaligen, phylogenetisch ersten Konjugation — erreicht wird.

Wir können also zum Schluß den theoretischen Satz aussprechen: Die Konjugation je zweier Individuen ist keine irreversible Lebenserscheinung, durch die eine Reifeteilung[1]) werden nämlich wieder zwei verschiedene Individuen getrennt, und dazu ermöglicht merkwürdigerweise die Reversibilität der Konjugation je zweier Individuen wieder eine Konjugation, aber jetzt unter ihre paarweise gleichen Chromosomen.

Weil wir über die primäre Ursache der Chromosomenkonjugation nichts weiter aussagen können, wenden wir uns zur näheren Betrachtung der sekundären, nämlich des Konjugationstriebes und zugleich versuchen wir die bis jetzt behaupteten Konjugationsmodi in eine Entwicklungsreihe einzuordnen.

Weil manche Forscher eine Chromosomenkonjugation bezweifeln, müssen wir vom Endresultat der Reifungserscheinungen, nämlich von der Scheinreduktion der Chromosomen ausgehen, die als von jedem Forscher angenommene Tatsache vorliegt. Diesbezüglich muß man vor allem bedenken, daß wenn einmal Chromosomen gebildet worden sind, diese bloß durch einen mitotischen Apparat geteilt werden können. Von diesem Teilungsapparat hat aber Boveri schon längst (1887) nachgewiesen und ausgesprochen, daß er exakt arbeitet, wo es sich um Verteilung von Chromosomenspalthälften handelt. Dagegen ist er nicht oder nur bei glücklichen Zufällen imstande Ganzchromosomen aus einer Ebene in zwei numerisch gleiche Gruppen zu verteilen. Ein Primärtypus der Chromosomenreduktion — wie Goldschmidt es sich denkt — könnte also aus diesen Gründen nicht existieren. Wenn wir also von der unwirtschaftlichen Atrophie der einen Hälfte der Chromosomen absehen und die beschränkte Fähigkeit des Teilungsapparates berücksichtigen, so werden wir sofort einsehen, daß den Chromosomen bei der Scheinreduktion keine andre Möglichkeit zur Verfügung steht als daß sie sich

[1]) Mit anderen Worten: die Reduktionsteilung wäre gleich der Trennung beinahe der alten konjugenten Gameten.

paarweise verkleben und dadurch die Lage der Chromosomenspalthälften nachahmen.

Dieses nachherige Verkleben schon gebildeter Chromosomen konnte nur in dem Falle vermieden werden, wenn wir annehmen, daß den Oo- und Spermatozyten die Fähigkeit zukommt, daß sie die Chromosomen in der halben Zahl herausdifferentieren. Daß konnte besonders bei solchen Tieren geschehen, von denen bekannt ist, das die Chromosomen bei der Mitose aus einem kontinuierlichen Knäuel durch Segmentation entstehen. Wenn wir aus dieser angeblichen Tatsache den Rückschluß ziehen, daß die Chromosomen auch in der Phylogenese in gleicher Weise zustande gekommen sind, so konnte es in phylogenetisch früheren Zeiten geschehen, daß — entsprechend der Annahme mancher Forscher in den Neunziger Jahren — der kontinuierliche Knäuel zur entsprechenden Zeit in die haploide Chromosomenzahl zerfällt usw., in der Weise, daß die Segmente immer zwei Chromosomen enthielten. Hier äußert sich der Konjugationstrieb in seinem frühesten Anfange als eine einfache Agglutination. Die Vorbedingung dieser Reduktionsmöglichkeit ist die Gleichwertigkeit der Chromosomen untereinander, denn nur in diesem Falle konnte es gleichgültig sein, welche Chromosomen verbunden blieben und welche getrennt wurden. Sobald aber die Chromosomen essentiell ungleich sind, muß die Aufeinanderfolge derselben in dem Knäuel und auch die Stelle der Segmentation bestimmt sein. Dieser Prozeß ist aber — wie ich oben schon bemerkt habe — verwickelter als die nachherige Vereinigung je zweier vorgebildeter Chromosomen.

Es ist aber fraglich, ob überhaupt in einem Kerne von den höheren Protisten an außerhalb der Paare gleichwertige Chromosomen existieren. Die Differenzierung des Kernchromatins in der Phylogenese zu bestimmten Einheiten zum Zwecke der Kernteilung bedeutet nämlich meiner Auffassung nach, daß in dem Chromatin für die verschiedenen Aufgaben des Kernes durch Arbeitsteilung verschiedene Teile bestimmt worden sind, die bei den Teilungen immer zu bestimmten Verbänden zusammentreten. Wir können ja seit Roux' grundlegenden Überlegungen die Längsteilung der Chromosomen gar nicht anders erklären als dadurch, daß in ihnen verschiedenwertige Teile enthalten sind, die für die Tochterzellen halbiert werden müssen. Und wenn die Verschiedenwertigkeit der Teile eines Chromosoms als Postulat vorliegt, fragen wir, was für eine Forderung uns zur Annahme der Gleichwertigkeit der Chromosomen selbst zwingt. Nachdem die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen in einigen Fällen als bewiesene Tatsache vor uns steht, nirgends aber die Gleichwertigkeit des ganzen Chromosomenbestandes nachgewiesen wor-

den ist, können wir aus der Ungleichwertigkeit der einzelnen Chromosomenteile einen berechtigten Schluß auf Unterschiede der Ganzchromosomen ziehen.

Sobald aber die Chromosomen untereinander qualitativ ungleich sind, muß sich in ihnen zugleich in den Großmutterzellen der Gameten eine neue individuelle Eigenschaft, der Konjugationstrieb, entwickelt haben. Diese Eigenschaft wäre aus der von Häcker (1907, S. 111—121) erkannten Grundeigenschaft, der Neigung endweise zu verkleben (Agglutination) hervorgegangen. Sie ist besonders leicht zu verstehen, wenn man mit Häcker annimmt, daß die Chromosomen durch Zerstückelung eines kontinuierlichen Fadens entstanden sind. Beispiele für eine Agglutination sind bei Häcker hinreichend aufgezählt. Sie ist als seltener Fall auch bei *Dendrocoelum* zu verzeichnen, wo sonst die Chromosomen und ebenso ihre Anlagen immer getrennt auftreten. Die in diesem Tier von mir gefundenen Fälle beschränken sich auf den syndetischen Zustand der Chromosomen, die endweise Verklebung von Einzelchromosomen habe ich also nicht gefunden. So habe ich zweimal einen von einem Doppelchromosom gebildeten Ring, wo also die zwei Enden eines diplotänen Fadens verklebt waren, dreimal endweise Vereinigung je zweier Gemini in dem diplotänen Zustande, und einmal die Ringbildung eines Schistonemas beobachtet. Als einen Ausnahmefall muß ich erwähnen, daß ich bei schistotänen Gemini die endweise Verklebung je zweier Paare bei *Dendrocoelum*, die aus einem Brunnen stammten, sehr oft beobachtet habe. Man könnte diese letzte Erscheinung in diesem speziellen Fall beinahe als Variation bezeichnen, die um so mehr aufrecht erhalten werden kann, da die Tiere an diesem nur wenige Meter langen Fundort ganz isoliert lebten und von andern Planariengebieten recht weit entfernt waren.

Die Neigung zum Verkleben müßte sich in der phylogenetischen Entwicklung zur Vereinigung je zweier und zwar bestimmter Chromosomen spezialisieren. Sonst bleibt unerklärlich, wieso nur zwei Chromosomen verkleben, wieso im Falle der Endkonjugation, wo zwei Enden immer frei bleiben, wenn nur eine einfache Attraktion die Chromosomen zusammenbringt, keine weiteren Chromosomen mitverkleben. Es ist aber vielmehr möglich, daß keine Spezialisation dieser Neigung nötig war, weil die Verschiedenwertigkeit der gleichelterlichen Chromosomen die Konjugation derselben zu jeder Zeit in der Phylogenese ausschloß.

Aus dem heutigen Verlaufe der Konjugation können wir ersehen, daß zuerst immer die Enden der Paare konjugieren, und können daraus schließen, daß einst vielleicht ausschließlich eine Endkonjugation existierte.

Es hat aber nicht lange gedauert bis bei den meisten Tierarten Formen erschienen sind, bei denen die Attraktion der chromatischen Substanz nicht nur die Enden, sondern auch die nächsten Partien der Chromosomen in die Konjugation einbezog (»Faltungstheorie«). Darnach folgte dann die phylogenetisch jüngere direkte Längskonjugation. Die Vorteile, die aus der Längskonjugation für die Erhaltung der Art erwachsen, gewährten der betreffenden Gruppe eine viel bessere Aussicht zum Fortbestehen. So ist die endweise Vereinigung rasch durch die Längskonjugation ersetzt worden.

Wie wir sehen, haben die Oo- und Spermatozyten meiner Annahme gemäß ihre Fähigkeit zu der durch eine Längskonjugation bewirkten Reduktion der chromatischen Substanz auf dem Wege der Selektion und Vererbung der erworbenen Eigenschaften erhalten. Aber mit dieser allmählichen Entwicklung der Konjugationsmodi müssen wir nur in dem Falle rechnen, wenn irgendwo eine ausschließliche Endkonjugation wirklich existiert. Wenn das aber nicht der Fall ist, so ist es für unsren Erklärungsversuch besser, denn bei der ausschließlichen Existenz einer Längskonjugation können wir ohne Schwierigkeit verstehen, daß Chromosomenkonjugation und Kopulation der Vermehrungszellen eine gemeinsame Grundlage besitzen. Dieser gemeinsame Grund der Konjugation konnte aber bei einer Endkonjugation oder bei der Segmentation in die haploide Zahl nicht erklärt werden, weil diese Ausführungsmodi keine Möglichkeit zum Ersatz der Mängel durch Austausch darbieten. Der nächste Urheber der Paarung, der Konjugationstrieb, existiert aber in der Wirklichkeit. Seine Natur selbst gehört zu den höheren Problemen der lebenden Substanz. Seine Beschränkung auf eine einzige Zellgeneration könnte vielleicht mit den gleichfalls nur auf diese Generation beschränkten morphologischen und physiologischen Veränderungen der Keimbahnzellen in Beziehung gesetzt werden.

Die an und für sich bemerkenswerte Tatsache ,daß nur eine einzige Art der Reduktion, diejenige durch Vermittlung der Konjugation je zweier Chromosomen sich entwickelt hat, findet eine plausible Erklärung dadurch, daß kein andrer ausgiebiger[1]) Modus möglich ist.

* * *

Man hat versucht auch die Zweckmäßigkeit der Chromosomenreduktion als Erklärung für die Konjugation heranzuziehen. Sie reicht

[1]) Bei einer Atrophie der Chromosomen (Boveri 1892) ginge die Hälfte derselben verloren.

aber nicht aus, um alle Erscheinungen verständlich zu machen. Wenn in der Reduktion nur eine zielbewußte Zweckmäßigkeit arbeitete, dann dürften durch Chromosomenverschleppungen der Reifeteilungen den Vorkernen keine überzähligen Chromosomen zuteil werden, wie solche z. B. Boveri in den weiblichen Vorkernen bei *Ascaris* beobachtet hat. Ein zweckmäßiger Prozeß müßte wohl auch fähig sein, eine didiploide Zahl der Chromosomen durch die Konjugation oder die Reifeteilung nicht nur auf die normale, sondern auch auf die haploide Zahl herabzu setzen. Daß Fehler, die während oder vor der Konjugation gemacht wurden (Verdoppelung der Chromosomenzahl) nicht verbessert werden können, spricht gegen eine solche Zweckmäßigkeit. Die Konjugation führt zwar meistens zu zweckmäßigen Resultaten, bewegt sich aber in anormalen Fällen ganz blindlings auf unzweckmäßigen Wegen.

Wer eine bessere Einsicht in die zytologischen Geschehnisse hat, der kann vielleicht die phylogenetischen Möglichkeiten der Entwicklung besser übersehen, als es mir gelungen ist. Darin wird mir aber jeder kritisch denkende Forscher sicher Recht geben, daß die Reduktionserscheinungen — ebenso wie die Entstehung des Geschlechtes — einer phylogenetischen Betrachtung bedürfen. Unsre Behandlung der Konjugationsgeschichte läßt sich Häckers Auffassung über die phylogenetische Entwicklung der Chromosomen (1907) anreihen.

Ich will schließlich deswegen noch in einigen Sätzen beleuchten, inwiefern man berechtigt oder sozusagen gezwungen ist für die Beurteilung der von uns betrachteten Dinge phylogenetischen Wegen zu folgen, und in den Gonozyten überhaupt auf Spuren phylogenetischer Veränderungen hinzuweisen. Es ist vor allem auf die besonders in den Oozyten frühzeitig auftretende Konjugation und die frühzeitige sekundäre Spaltung der diplotänen Fäden hinzuweisen. Die Konjugation war einmal vorhanden, aber noch nicht frühzeitig, wie sie es heute in den Spermatozyten auch noch nicht ist, weil die sogenannte zweite Wachstumsperiode der Oozyten als eine phylogenetisch sekundäre Erscheinung in die Entwicklung der weiblichen Vermehrungszellen eingeschaltet worden ist. Erst durch diese zweite Wachstumsperiode ist die Konjugation weit von ihrem ursprünglichen Platze zurückgeschoben worden und zwar aus dem einfachen Grunde, weil ein Wachstum nur zwischen Konjugation und Reifeteilung eingeschaltet werden kann, vor allem deshalb, weil durch das Erreichen der Konjugationszeit das Entstehen der für das Eiwachstum nötigen Chromatinmasse bedingt ist. Während der Vorbereitung zur Konjugation werden ja die Chromosomen aus dem ruhenden Kern entwickelt, der vorher sein normales Wachstum erfahren hat. Die Chro-

matinmenge der sich bildenden Chromosomen entspricht somit einer Zelle die der Teilung entgegen geht und ist, da statt der Zellteilung die Konjugation einsetzt als doppelt zu bezeichnen. Deshalb müßten wir eigentlich nicht von einer frühzeitigen Konjugation, weil diese rechtzeitig ist, sondern von einer hinausgeschobenen Teilung sprechen. —

Für die sekundäre Herkunft der zweiten Eiwachstumsperiode finden wir einen schlagenden Beweis bei Schleip (1909, S. 402, 421) in der Spermatogenese eines Ostracoden der *Notodromas monacha.* Schleip hat die Auflösung oder Zerkörnelung der konjugierten Chromosomenpaare nach der Konjugation beschrieben, eine Erscheinung, die sonst nur für die zweite Wachstumsperiode vieler Eizellen bezeichnend ist. In Analogie mit den Eizellen ist für diese Ostracodenspermatozyten nach Schleip charakteristisch, daß sie auffallend groß sind. Ich glaube, dieser Fall zeigt uns über jeden Zweifel erhaben, daß die zweite Wachstumsperiode der Oozyten nur sekundär in die Phylogenese eingeschaltet ist.

Wir müssen den abortiven Charakter der drei weiblichen Schwesterzellen oder Richtungskörper auch als phylogenetische Veränderung betrachten. Sie können nicht befruchtet werden, wogegen gewöhnlich alle vier männlichen Schwesterzellen (Spermatiden) befruchtungsfähig sind. Eine phylogenetisch aufgetretene Veränderung ist auch das Unterdrücken der zweiten Reifeteilung bei den obligat parthenogenetischen Tieren. Dagegen tritt die erste Reifeteilung der Spermatozyten der Bienen, wo keine Chromosomen geteilt werden, als eine phylogenetische Reminiszenz auf. Bei den Spermatozyten sind entsprechend dem Charakter des Entwicklungsganges die zwei Reifeteilungen, da sie Zellteilungen im ursprünglichen Sinne geblieben sind, und alle vier dabei entstehenden Zellen sich weiter entwickeln, viel zu stark ausgeprägt, als daß sie so einfach auszuschalten wären, wie bei den weiblichen Geschlechtszellen.

b *c*) Lundegårds Theorie über die dualistische Verteilung des Chromatins oder »Karyotins«. Erst nachdem ich meinen obigen Versuch einer phylogenetisch-kausalen Erklärung des Konjugations- und Reduktionsprozesses ausgeführt hatte, ist meine Aufmerksamkeit auf eine äußerst einfache Theorie Lundegårdhs (1912) gelenkt worden, die sowohl die typische wie die heterotypische Teilung unter einen Hut bringen will, indem Lundegårdh als eine generale Regel den Satz aufstellt, »daß im Karyotin eine ausgesprochene Tendenz herrscht, ‚ähnliche' — solche sind die konjugierenden Chromosomen — oder ‚identische' Spalthälftenchromosomensubstanzen dualistisch anzuordnen« (1912, S. 320).

In seinen gut durchdachten Ausführungen geht Lundegårdh von

der Tatsache aus, daß bei manchen Pflanzen und Tieren schon an den Telo- oder Anaphasechromosomen eine Spaltung beobachtet worden ist, so daß schon der Ruhekern mit dualistischer Verteilung der Einzelchromosomen aufgebaut wird. Er und manche andre Forscher beobachteten dementsprechend auch in Ruhe- oder Interphasekernen[1]) dualistisch erschienene Chromatinkörper (Doppelfädenschlingen oder geteilte Karyosomen). Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen zieht er den überraschenden Schluß, daß die in den Prophasen doppelt angelegten Spirembänder nicht als spaltende Chromosomen sondern auch als sich paarende identische Chromosomenhälften aufzufassen seien (1912, 313—314, 317, 318). Durch Deduktion kommt LUNDEGARDH zu der Auffassung, daß »man bei der vegetativen Teilung Gleichheitszeichen zwischen ‚Paarung' und ‚Spaltung' setzen kann« (1912, S. 317). Die dualistischen Tendenzen oder Kräfte selbst sind spezifische Eigenschaften der Chromosomensubstanzen. 1914 faßt LUNDEGARDH seine Theorie kurz und deutlich folgendermaßen zusammen: »Ich nehme also wie damals an, daß im Karyotin eine ausgesprochene dualistische Tendenz besteht, die einen solchen morphologischen Ausdruck nimmt, daß alle ‚Erscheinungsformen' des Karyotins gern Doppelanordnungen (Spaltungen, Paarungen) annehmen. Diese dualistische Tendenz bezieht sich aber nur auf identische oder einander sehr ähnliche ‚Karyotinsubstanzen' .... Deshalb sind die Chromosomen gespalten und deshalb paaren sich »homologe« Chromosomen der beiden Elternkaryotine. Denn die beiden Hälften eines Chromosoms sind identisch und zwei homologe Chromosomen von je einem Elternpaar sind einander sehr ähnlich. Normalenfalls paaren sich nur die identischen Substanzen: Dann haben wir typische Teilung. In bestimmten Geweben paaren sich statt dessen, oder besser außerdem die einander sehr ähnlichen Substanzen: Dann tritt heterotypische Teilung und Reduktion ein« (S. 150). Was das Nähere anbetrifft verweise ich auf die interessanten Ausführungen der Originalarbeiten 1912 (S. 309—323) und 1914.

Die Theorie von LUNDEGARDH ist so suggestiv und einfach gefaßt, daß ich mich ihr nach dem ersten Lesen rückhaltlos anschließen und meinen obigen phylogenetisch-kausalen Erklärungsversuch streichen wollte. Ihre Vorzüge bestehen in ihrer Einheitlichkeit und Einfachheit: sie will mit einem allgemeinen Gesetz der dualistischen Verteilung des Chromatins gleichzeitig die typische wie auch die heterotypische Teilung der Chromosomen verständlich machen. Diese Grundanschauung findet

[1]) Als Interphasekerne werden solche Ruhekerne bezeichnet, die in der Vermehrungsphase der Zellen auftreten.

sowohl in der Paarung als auch in der Spaltung der Chromosomen ihren Ausdruck. Meine Ausführungen gehen dagegen historische Wege, wo es äußerst schwer, vielleicht unmöglich ist, Beweise zu erbringen. LUNDEGARDH betrachtet den Dualismus als etwas von vornherein Gegebenes und will durch vergleichende Betrachtung der mikroskopischen Befunde Beweise dafür liefern. Ich schreibe den Chromosomen mit andern Forschern einen hohen Grad von Individualität zu und nehme zur Konjugation einen identischen Grund wie zu der der Vermehrungszellen oder der Protisten an, dabei betrachte ich den heutigen Zustand als ein Endresultat einer Entwicklung und versuche die andern angenommenen Konjugationsmodi in eine Entwicklungsreihe einzuordnen.

Ich ließ aber meinen Erklärungsversuch nicht fallen weil ich nach näherer Überlegung in LUNDEGARDHS Theorie nicht alles so weit in Ordnung fand, daß alle andern Interpretationen unmöglich oder überflüssig wären.

Die Theorie hat vor allem keine breite Basis. Die angeführten Telo- oder Anaphasenspaltungen kommen doch zu vereinzelt vor, als daß man sie verallgemeinern dürfte. Sie geben eine zu geringe Grundlage für die Behauptung, daß die dualistisch angelegten Prophasenschleifen sowohl paarende wie spaltende Fäden sind. Wenn in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Verdoppelung wirklich nur in späten Prophasen eintritt, so kann dies nach meiner Meinung im allgemeinen nur als Spaltung betrachtet werden; ich kann also für die typischen Mitosen keinesfalls ein Gleichheitszeichen zwischen Spaltung und Paarung machen. Nicht einmal, wenn die telophasische Spaltung der Chromosomen eine ausnahmslose Erscheinung wäre, würde ich für zwingend bewiesen halten, daß das dualistische Erscheinen der Spiremchromosomen als eine Paarung der Hälften zu bezeichnen wäre. Dieses dualistische Erscheinen wäre vielmehr für das BOVERIsche Gesetz der Chromosomenentstehung ein strikter Beweis. BOVERI hat schon 1888 und wieder 1909 an *Ascaris* bewiesen, daß dort, wo ein Chromosom in den Gerüstzustand übergeht, wieder ein neues entsteht. In den Fällen von LUNDEGARDH würde es also heißen, daß dort, wo dualistisch zwei Chromosomenhälften in ein Gerüst eingehen, bei der Chromosomenrekonstruktion wieder zwei Hälften erscheinen. Ich halte es nicht für bewiesen, daß in diesem Falle die Teilchen des während der Kernruhe aufgelösten Chromatins von einer dualistischen Kraft, einer Paarungstendenz identischer Chromatinteilchen nach LUNDEGARDHS Worten wieder in einem doppelt angelegten Chromosom vereinigt werden. Es kann auch eine monistische Kraft des Mutterchromosoms wirksam sein, die verhindert, daß Chromatinpartikelchen

einem fremden Chromosom sich zugesellen. — Wie eine dualistische Vereinigung des Chromatins der aufgelösten Spalthälften in der Prophase, nimmt LUNDEGARDH auch eine präsynaptische, d. h. im Gerüstzustand ausgeführte Paarung von Ganzchromosomen an, wo die Teilchen der homologen Chromosomen durch die wachgerufene dualistische Konjugationskraft genau so zusammentreffen sollten, wie in dem eben diskutierten Fall die identischen Chromosomenhälften. Könnte das wirklich geschehen, dann wäre tatsächlich eine weitgehende Übereinstimmung zwischen Paarung von Ganzchromosomen und dualistischem Anlegen von Chromosomenhälften vorhanden. Es ist aber schwer vorstellbar, wie aufgeweichte rauhe Teile zweier voneinander im Kernraume getrennt und entfernt aufgelöster homologer Chromosomen durch das Gewirr des Gerüstes einander treffen können. Wenn letzteres ausführbar wäre, wozu dann das äußerst frühzeitige Aufgeben des Kernruhestadiums, wozu das monate- oder jahrelange Bestehen von Chromosomen, wenn nicht die Chromosomen selbst es sind, denen erst eine Paarung möglich ist? Auch die beobachtete Art der Konjugation sieht anders aus als die Anlage doppelter Chromosomen in der Prophase. Die Hälften der Prophasenchromosomen liegen immer dicht nebeneinander und können auch verschmelzen, die konjugierenden Ganzchromosomen aber liegen, wie wir das bei *Dendrocoelum* gesehen haben voneinander entfernt und getrennt und ihre Partien können auch nach der Konjugation im Schistonemazustand sich voneinander entfernen. Wenn wir außerdem die umständlichen Prozesse, die durch verschiedene Kräfte bewirkte Vorbereitung der Konjugation, die Struktur und die inneren Veränderungen in den Konjuganten in Erwägung ziehen, die alle bei einem dualistischen Anlegen der Prophasechromosomen fehlen, so ist eine Vergleichung der beiden Vorgänge noch schwieriger. Der Begriff der Konjugation wird, wenn wir ihn mit der dualistischen Verteilung des Chromatins gleichsetzen, meiner Meinung nach, seines Inhalts beraubt. Er wird eben so leer, wie der Begriff der Paarung der Organismen, wenn wir sie bloß als dualistische Tendenz bezeichnen wollen.

In den beiden Prozessen der Spaltung und der Paarung der Chromosomen ist die topographische Lage der Hälften gleich, man ist aber nicht berechtigt, daraus auch auf eine Gleichheit der physiologischen Vorgänge auf eine dualistische Verteilung des Chromatins zu schließen, denn, wie ich das bei den Einwänden gegen die Längskonjugation ausgeführt habe, handelt es sich hier um Prozesse, die in zwei verschiedenen Richtungen ablaufen, wo nicht die Endresultate, wie das LUNDEGARDH (1912, S. 316, 317) behauptet, gleich sind; es ist nur der Ausgangspunkt der Chromo-

somenteilung auf der einen Seite dem Zustande der Beendigung der Konjugation auf der andern ähnlich.

Die Konjugationskraft ist dadurch überhaupt nicht erklärt, wenn wir sagen, daß sie eine dualistische Kraft sei. Lundegardh will dies damit beweisen, daß immer nur zwei und nie mehrere Chromosomen miteinander konjugieren. Ein solches Argument aber ist deshalb nicht zwingender Natur, weil die Chromosomen ohnehin nur paarweise homolog d. h. gleich abgestuft sind, so daß überhaupt immer nur zwei Chromosomen konjugieren können. Ich verweise auf meine Beobachtungen an *Dendrocoelum* und die dort zitierten Angaben andrer Autoren. Wir sehen also, daß die paarweise Vereinigung nicht auf dualistische Kräfte zurückgeführt zu werden braucht. Wie der eklatante Fall unsrer Fig. 57 (Studie II), wo nur zwei Chromosomen übrig blieben, beweist, macht schon die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen eine Konjugation von mehr als zwei Chromosomen unmöglich.

Zusammengefaßt: Das Gesetz der dualistischen Verteilung bezieht sich nur auf die Einzelchromosomen und im allgemeinen auf die typische Teilung. Die dualistische Anlage von Chromosomen in der Prophase, die schon in der Telophase gespalten waren, kann auch durch Boveris Erhaltungsgesetz verständlich werden, und daher brauchen wir hier keine Paarungstendenzen anzunehmen. Die Konjugation je zweier Chromosomen braucht nicht auf dualistischen Kräften zu beruhen, sie kann auch durch die Verschiedenwertigkeit und innere Heteropolie der Chromosomen gesichert werden. Wenn wir die Konjugation als eine bloße dualistische Verteilung des Chromatins bezeichnen, so sagen wir damit zu wenig.

c. Die Symmetrie der Chromosomen.

Mit der Konjugation der Chromosomen hängt eine Detailfrage über die Konstitution der Chromosomen eng zusammen, jene nämlich, ob die Seite, mit der die Konjuganten verkleben, von vornherein gegeben ist, oder ob die Chromosomen an beliebiger Stelle ihrer Oberfläche, wo sie sich zufällig berühren, konjugieren können. Wenn diese Frage kleinlich auszusehen scheint, mag man an die Symmetrie und Asymmetrie von molekularen Konstitutionen denken. Ich will an ihr hauptsächlich darum nicht vorbeigehen, weil sie in Zusammenhang mit der Rolle der Chromosomen in der Mitose steht.

Boveri hat zur Erklärung der in der Mitose immer nur zweiseitigen Besetzung der Chromosomen mit Zugfasern eine polare Differenzierung der Chromosomen angenommen. Die Schleifen haben darnach zwei Pol-

seiten, an denen Fasern ansetzen können, damit ist aber auch die Konjugationsebene bestimmt. Dies nämlich beweist uns das Verhältnis der Konjugations- und Spaltungsebene in den Einzelchromosomen. Wir wissen, daß die beiden Ebenen immer senkrecht zueinander stehen. Sie sind die Ursache für die kreuzweise Vierteilung der Gemini. Es sind also die Chromosomen schon vor der Teilung symmetrisch aus einer rechten und linken virtuellen Hälfte, aus den späteren Tochterchromosomen, aufgebaut, die später in der Äquatorialplatte voneinander getrennt werden. Bei der Konjugation dient, wie das auch zu erwarten ist, eine auf dieser Symmetrieebene senkrecht stehende Fläche zur Verklebung. Es beteiligen sich dadurch beide Hälften beide Tochterteile des Ganzchromosoms an der Konjugation. Und das ist ein äußerst wichtiges, tief bedeutsames Moment einmal für die Beurteilung des Baues der Chromosomen, anderseits des Wesens der Konjugation.

Wenn dies wirklich der Fall ist, so ergibt sich die interessante Folge, daß die Einzelchromosomen der Paare in der heterotypischen Teilung nicht ihre sonst für die Anheftung der Radien bestimmte Polseite gegen die Teilungszentren kehren können. — Es wäre also an geeigneten Objekten mit dicken Chromosomen zu prüfen, an welchen Seiten der Chromosomen sich in den heterotypischen Teilungen der reifenden Geschlechtszellen die Zugradien ansetzen. Wenn die Zugsfasern sich an die Chromosomen in der Spaltungsebene (in homoiotypischem Sinne) anheften, dann wäre zu schließen, daß die Konjugationschromosomen der Oo- und Spermatozyten — nicht ganz ohne Ausnahme — für die ansetzenden Zugradien unipolar geworden sind und sich dadurch von den Chromosomen andrer Zellen unterscheiden. Durch diese Art von Unipolarität können wir vielleicht verstehen, daß die Geschlechtschromosomen in der für die heterotypische Teilung zu dem einen Pol, manchmal den Autosomen vorauseilend, sicher hingezogen werden und nie von beiden Polen ergriffen als unteilbare Gebilde in der Äquatorialebene zurückbleiben.

d. Die Art und Weise der Reifeteilungen.

In engem Zusammenhang mit der Konjugationsfrage steht die Art und Weise der Reifeteilungen. Es handelt sich darum, welche von ihnen reduktionell und welche äquationell sind, welche Ganzchromosomen und welche Chromosomenhälften voneinander trennen. Weil für eine beschränkte Zahl der Chromosomen, nämlich für die Geschlechtschromosomen feststeht, daß sie beide Teilungen zur Reduktion benützen können, wäre diese Frage zu diskutieren vielleicht überflüssig, weil man dasselbe auch für die Autosomen annehmen könnte. Die Geschlechtschromosomen

spielen jedoch in vieler Hinsicht eine so exzeptionelle Rolle, daß man nicht ganz berechtigt ist, Schlüsse von diesen auf die Autosomen zu übertragen. —

Wenn man bedenkt, daß die Konjugation eine gewisse Zeit für sich beansprucht, und wenn man die Tatsache in Erwägung zieht, daß die Konjuganten in den Doppelchromosomen des Schleifenbuketts wie gewöhnliche Chromosomen eine äquationelle Längslichtung aufweisen, dann möchte man erwarten, daß die Spaltung, die nach dem Bukett die Doppelchromosomen beinahe der ganzen Länge nach, in zwei Hälften trennt, äquationell ist, und nicht der Konjugationsebene entspricht. Diese Annahme wäre um so wahrscheinlicher, als in diesem Falle die Konjugation innerhalb der Spalthälften länger dauern könnte und die zwei vorwärtsschreitenden Prozesse (Vereinigung je zweier Chromosomen, eingeleitete Spaltung der Paarenkomponenten) nicht nach kurzer Zeit schon wieder rückgängig gemacht würden. *Dendrocoelum* ist zur Entscheidung dieser Möglichkeiten um so günstiger, als hier die chalastosyndetischen Chromosomen während der ganzen zweiten Wachstumsperiode unverändert fortbestehen und sich in die Äquatorialplatte einstellen. Die Tatsachen entsprechen aber der theoretischen Erwartung nicht. Ich habe nämlich nie beobachtet, daß die sekundäre Längslichtung an Helligkeit die Stärke der Konjugationsebene erreicht hätte. Sie war immer schwächer und verschwand schon vor der Spaltung vollständig. Es gelang ganz sicher festzustellen, daß die Spaltung an der Stelle der Konjugationsebene auftritt. Im *Dendrocoelum* werden also Ganzchromosomen voneinander getrennt und in der ersten Reifeteilung entfernt. Die erste Reifeteilung ist die Reduktionsteilung.

Es scheint also, daß die Konjugation für die Spaltung der Einzelchromosomen kein günstiger Zustand ist, im Gegenteil zur Behinderung derselben führt. Hier weise ich auf den interessanten Fall von *Artemia* nach Fries hin, wo in den parthenogenetischen Eizellen keine Konjugation vorkommt, und wo — vielleicht gerade deshalb — an sicher univalenten Chromosomen eine Spaltung sehr frühzeitig auftritt, und auch nicht rückgängig gemacht wird, wogegen eine sekundäre Spaltung der konjugierten Chromosomen andrer Tiere bald verschwindet.

Wäre weiterhin die Spaltung, die zu den chalastosyndetischen Figuren führt, eine gewöhnliche Chromosomenspaltung, und damit die erste Chromosomenteilung einer gewöhnlichen Mitose gleichzusetzen, so würden daraus verschiedene Schwierigkeiten entstehen, die mit unsern Vorstellungen über die Teilungserscheinungen der Chromosomen nicht vereinbar wären. Bei den normalen Teilungen erfahren wir überall, daß die Chromo-

somen sich nur spalten können, und dann als eng parallele Doppelfäden beieinander bleiben, bis neue Faktoren, die Zugsradien, das Auseinandergehen nicht veranlassen. Fehlt die Wirkung der Zugfasern, oder ist sie nur einseitig (Monaster), dann bleiben die Spalthälften nebeneinander. Eben deswegen bekommen wir den lange bestehenden Schistonemen ähnliche (diakinetische Figuren) in gewöhnlichen Teilungen nie zu Gesicht. Wenn aber Ganzchromosomen zur Konjugation zusammengetroffen sind, ist es selbstverständlich, daß sie sich als Individuen auch ohne Zugsfasern trennen können[1]).

Es sprechen auch weitere Tatsachen dafür, daß die erste Reifeteilung gewöhnlich die Reduktionsteilung ist. Bekanntlich können in der Spermatogenese der Bienen die Chromosomen nur einmal und zwar äquationell geteilt werden, weil hier nur eine einfache Chromosomengarnitur und daher keine Konjugation existiert. Die zwei gewöhnlichen Reifeteilungen werden aber doch — wie ich oben schon bemerkt habe: als phylogenetische Reminiszenz — durchgeführt. Der äquationellen regelrechten Teilung geht eine erste ohne Chromosomenteilung voraus: sie muß also der Reduktionsteilung entsprechen.

In gleicher Weise sind für unsre Auffassung die *Drosera*-Bastarde von Rosenberg beweisend. Hier sind 10 Paarlinge durch Konjugation der *rotundifolia* und *longifolia* entstanden und 10 einwertige *longifolia*-Chromosomen übrig geblieben. In der ersten Teilung werden die 10 Doppelchromosomen reduktionell in ihre Komponenten zerlegt. Die übrigen 10 univalenten aber bleiben ungeteilt und werden nach dem einen der beiden Pole hingezogen oder verbleiben im Zellkörper.

Solche Fälle sprechen also dafür, daß die erste Teilung die Reduktionsteilung ist. Ich will damit gar nicht sagen, daß es immer so ist, zumal es Fälle von gemischter Teilung (siehe z. B. Wilson 1902 Lygäus) gibt.

Die Frage, warum zwei Reifeteilungen existieren müssen, hat v. Kemnitz zu beantworten gesucht, ohne daß ich freilich die Antwort als genügend betrachten kann. Er sagt, »daß die Durchführung von zwei Reifeteilungen gewährleisten soll, daß unter allen Umständen reduziert wird, was natürlich ... durch nur eine solche Teilung mit Sicherheit nicht erreicht werden kann« (S. 497). Wie wir schon erörtert haben, besteht die Reifung nicht nur in einer qualitativen und einer Zahlenreduktion. Es ist vielmehr auch eine quantitative, d. h. eine Halbierung

[1]) Wenn Gregoire die diakinetischen Figuren zugunsten der Längskonjugation heranzieht, so gebe ich Häckers Bemerkung (1907, S. 86—87) vollständig recht, daß solche Figuren genau so gut auch durch Faltung entstehen können.

jedes Chromosomindividuums notwendig, damit dadurch jeder Tochterzelle wie in den gewöhnlichen Mitosen nur die Hälfte jedes Chromosoms zustehen werde. Diese Postulate sind unmöglich in einer einzigen Reifeteilung zu erfüllen, daher müssen zwei spezifisch verschiedene Reifeteilungen stattfinden, von denen nicht, wie v. Kemnitz will, die eine die Bedeutung der andern lediglich verstärkt. Wenn in beiden Teilungen eine Zahlenreduktion vorkommt, so ist das — wie ich glaube — nur sekundär eingetreten.

VIII. Die Bedeutung des Schleifenbukettstadiums.

Durch die Tatsache, daß bei *Dendrocoelum* das Schleifenbukett nicht von vornherein gegeben ist, sondern sich aus einem regellosen Zustand der Chromosomen entwickelt, ist zugleich die Behauptung zurückgewiesen, daß dieses Stadium eigentlich nichts Neues, sondern nur eine einfache Wiederholung der Rablschen Orientierung wäre. Wir können also mit v. Kemnitz sagen, »daß speziell das Bukettstadium ein Charakteristikum der Reifeteilung der Geschlechtszellen bildet« (S. 493).

Auf die richtige Erfassung der Bedeutung des Schleifenbuketts ist v. Kemnitz gekommen, indem er dieses Stadium in Zusammenhang mit der Vereinigung der Chromosomen bringt. Zwar denkt er nur durch die »Faltung« schon endweise vereinigter Chromosomen diese Erscheinung verständlich machen zu können, indem er sagt: »Dadurch hat die polare Orientierung des Buketts den Zweck, die ursprünglich hintereinander liegenden homologen Chromosomen in der Weise durch Umbiegung einander zu nähern, daß eine völlige oder teilweise parallele Aneinanderlagerung ermöglicht wird« (S. 492). Dagegen glaubt er aussprechen zu dürfen, daß die parallele Konjugation das Schleifenbukett unerklärt läßt.

Wenn man aber die Synapsis mit dem Schleifenbukett identifiziert, wozu man — besonders bezüglich der älteren Arbeiten — in vielen Fällen gute Gründe hat, so können wir eigentlich schon in den Worten Boveris von 1904 (S. 74) die Bedeutung dieses Stadiums ausgesprochen finden, wonach die Anhäufung der Chromosomen an einer bestimmten Stelle des Kernes, das gegenseitige Sichaussuchen und die Vereinigung der homologen Chromosomen erleichtere. Auch Winiwarter (1900, S. 105) hat die Bedeutung der Synapsis darin gesucht, daß durch die Kontraktion des leptotänen Knäuels die verschiedenen Teile der Fäden sich einander nähern und miteinander in Berührung kommen. Man kann aber bei Winiwarters Auseinandersetzungen nicht an eine freie Bewegung der Chromosomen denken, weil nach seiner Auffassung zu dieser Zeit noch ein kontinuierlicher Knäuel existiert.

Wie ich es in der Studie II im III. Abschnitt derselben ausgeführt habe, können wir die Erscheinung des Schleifenbuketts auch mit Hilfe der Längskonjugation verständlich machen, wogegen dieses Stadium nur die end-to-end Konjugation unerklärt läßt. Ich wiederhole, daß durch das Schleifenbukett im Interesse der Längskonjugation drei Dinge erreicht werden: 1. kommen die Chromosomenenden auf einem engen Felde zusammen, 2. werden die Chromosomenschenkel alle gleich gerichtet, so daß, wenn die Enden aneinander liegen, dadurch unter Umständen auch die parallele Lage der Schenkel gegeben ist, 3. entstehen infolge der Bukettstellung zwischen den geordneten Chromosomen gangbare Wege, die die Bewegung der fadenartigen Chromosomen ermöglichen. Diese Vorteile des Schleifenbuketts wären allerdings einer Konjugation noch dienlicher, wenn nur das eine Ende jedes Chromosoms nach der Polgegend hingezogen worden wäre. Dazu müßten aber zwei Vorbedingungen erfüllt sein. Erstens, daß nur die entsprechenden homologen Enden angezogen würden, und zweitens müßte der Kerndurchmesser in der Orientierungsrichtung mindestens so lang wie die Fadenchromosomen selbst sein. Diese zweite Bedingung ist nach unsern Kenntnissen in keinem einzigen Falle verwirklicht, und daher müßten die nur an einem Ende orientierten Chromosomen einen unregelmäßigen Verlauf im Kernraum annehmen, wodurch sie sich in der Bewegung gegenseitig sehr behinderten. Darin kann vielleicht die Erklärung gesucht werden, warum beide Enden der Fäden zu einem Pol hingezogen werden.

Es ist nicht leicht zu beweisen, daß die auf der Bukettstellung der Chromosomen beruhenden oben in drei Punkten zusammengefaßten Lageverhältnisse wirklich zur Unterstützung der Konjugation zustande kommen. — Da die Konjugation immer an den Enden der Chromosomen beginnt, ist soviel als bewiesene Tatsache anzusehen, daß das Schleifenbukett das gegenseitige Sichfinden der Konjuganten in der Tat herbeiführt, daß also im Interesse der Konjugation die Chromosomenenden aus verschiedenen Gegenden des Kernes zusammen getrieben werden. Es ist aber nicht zu beweisen, ob der mehr oder minder hervortretende Parallelismus der Schenkel in der Bukettstellung eine direkt bezweckte oder wie Häcker annimmt, eine zufällige und selbstverständliche Folge der Orientierung ist. Die dritte, durch das Schleifenbukett im Interesse der Konjugation gebotene Begünstigung, daß nämlich gangbare Wege unter den Schleifen entstehen, ist mit Bestimmtheit als eine Funktionsentsprechende Erscheinung anzusehen, weil die Schleifen in einem besonderen sekundären Prozeß unabhängig davon, ob die Enden sich dem Pole zu bewegen, ausgestreckt werden.

Durch das Schleifenbukett ist aber die Konjugation selbst nicht herbeigeführt. Es unterstützt nur ihren Ablauf. Es ist zwar eine zweckmäßige Einrichtung, die aber, wie wir in der Studie II gesehen haben, nicht unter allen Umständen ihrer Bestimmung gerecht werden kann.

Einen Anhaltspunkt für die Zweckmäßigkeit des Schleifenbuketts haben wir auch darin, daß es ausbleibt in Fällen, wo seine Anwesenheit überflüssig wäre, so in den Vermehrungszellen parthenogenetisch entstandener Individuen (z. B. bei Hymenopterenmännchen). Nachdem wir wissen, daß sich der mitotische Teilungsapparat auch dort entwickelt, wo nichts zu teilen ist, z. B. in der Teilung der Spermatozyten I. O. bei der Honigbiene, wäre es nicht überraschend, wenn auch die Bukettfigur durch Vererbung in solchen Ausnahmefällen noch erhalten wäre.

Die Fälle, wo sich kein Bukett entwickelt, lassen sich in drei Gruppen ordnen. Es fehlt: 1. In den Gonozyten fakultativ parthenogenetischer Generationen mit haploider Chromosomenzahl, wo also von Konjugation keine Rede sein kann (Hymenopteren; die haploide Zahl kommt dadurch zustande, daß der parthenogenetischen Generation zwei typische Reifeteilungen vorausgehen). 2. In den Oozyten obligat parthenogenetischer Generationen mit normaler Chromosomenzahl, wo also eine doppelte Chromosomengarnitur anwesend ist (Branchyopoden, besonders Cladoceren, weiterhin Ostradocen und Rotatorien; die normale Chromosomenzahl wird dadurch bedingt, daß der parthenogenetischen Generation nur eine äquationelle Reifeteilung vorausgeht.) 3. In Gonozyten von Bastarden, wo die Art- und zugleich Anlagefremden Chromosomen keine Konjugation eingehen (z. B. *Pygaera*-Bastarden nach Federley). Diesen drei Gruppen ist gemeinsam, daß überall nicht nur das Bukett, sondern auch die Konjugation ausfällt: ein schöner Beweis für die gegenseitige Abhängigkeit beider Erscheinungen.

Die oben zusammengestellten drei Gruppen von Fällen zeigen uns klar, daß für das Auftreten des Buketts das harmonische Zusammenwirken verschiedener Kräfte nötig ist. Die erste Gruppe zeigt bloß so viel, daß zum Hervorrufen der Bukettfigur beide Chromosomengarnituren zugegen sein müssen. Die zweite zeigt, daß die Anwesenheit von zwei Chromosomengarnituren allein nicht genügt, sondern die Entwicklung der Bukettfigur und somit auch die Konjugation durch äußere Kräfte beeinflußt werden kann[1]). Die dritte Gruppe führt uns einen Schritt

[1]) Hier müßten eigentlich zuerst Untersuchungen darüber entscheiden, ob die einzige Reifeteilung der ersten obligat parthenogenetischen Generation äquationell oder reduktionell ist.

weiter und zeigt klar, daß auch die zweigeschlechtliche Herkunft der Chromosomen zur Herstellung der Bukettfigur noch nicht genügt, sondern daß überdies auch noch je zwei Chromosomen homolog sein müssen. Wir kommen damit zu den gleichen Schlüssen, die wir für das Zustandekommen der Konjugation aus dem normalen Tatsachenbestand abgeleitet haben. Daß sie hier auf einer andern Reihe von negativen Befunden im Verhalten der Bukettfigur beruhen, macht die Übereinstimmung besonders bemerkenswert. Daraus läßt sich wiederum der wichtige Schluß ziehen, daß nicht die Chromosomen durch die Bukettfigur zur Konjugation gezwungen werden, sondern umgekehrt die Anwesenheit zweier homologen konjugationsbedürftigen und konjugationsfähigen Chromosomen Kräfte auslöst, die das Centriol zur Tätigkeit und damit zur Bukettbildung anregen. Dieser Einfluß kann schon in der Wanderung des Centriols von der Telophasenstellung zum Orientierungspol bestehen; sicher ist auf ihn die Ausführung der Orientierung zurückzuführen.

Auf diesem Gebiete sind aber noch viele Wege unerforscht und auch die untersuchten wegen der Schwierigkeit der Beobachtung nicht eingehend genug durchgearbeitet: so z. B. das Verhalten der nicht konjugationsbedürftigen und partnerlosen (oder in vielen Fällen auch die der paarigen) Geschlechtschromosomen. Diese machen die Erscheinungen des Buketts (Verlängerung zu langen Fäden, Entwicklung einer chromiolaren Struktur, Orientierung) meistens nicht mit. Es wäre interessant zu wissen, ob dieses Verhalten ein inneres Charakteristikum der betreffenden Chromosomen ist, so daß sie von den wirkenden Kräften nicht betroffen werden, oder darin zu suchen ist, daß wirkende Kräfte für sie nicht entstanden sind. Es wäre für uns gleichfalls wichtig zu wissen, ob in allen jenen Fällen, wo eine Bukettfigur wegfällt, besonders in den Bastarden, zugleich auch die fädige Verlängerung und die Körnchenstruktur der Chromosomen wegbleibt.

Wir dürfen uns von der Erforschung dieses Gebietes, von der Aussprache hypothetischer Annahmen dadurch nicht abschrecken lassen, daß dazu nach Wassermanns Ausdruck (S. 88, 89) »rätselhafte Kräfte« und »rätselhafte Vorgänge« in die Gonozyten verlegt werden müssen, die früher und überhaupt in somatischen Mitosen nie tätig waren. Die Wissenschaft muß allerdings möglichst einfache Lösungen der Probleme suchen; es ist aber nicht wissenschaftlich, manche Erscheinungen darum nicht akzeptieren zu wollen, weil sie kompliziert und rätselhaft sind und uns nicht eine Wiederholung schon bekannter Vorgänge darstellen. Besondere, den Chromatinelementen im allgemeinen nicht zukommende Qualitäten und Wechselbeziehungen« unter den Chromosomen der Oo-

und Spermatozyten hat schon Häcker (1902, S. 378) angenommen, wozu er sich durch die Paarung der Spalthälften in der Telophase der ersten Reifeteilung gezwungen fühlte.

* * *

Ich habe die Abfassung auch dieser Studie III schon bei Boveri in Würzburg begonnen; größtenteils habe ich aber die Arbeit im Institute des Herrn Professors Apáthy zu Kolozsvár ausgeführt. Ich spreche meinem hochverehrten Chef, Herrn Professor Apáthy, auch an dieser Stelle warmen Dank für das rege Interesse und die vielen Ratschläge aus, womit er meine Arbeit befördert hat und besonders dafür, daß er mir als Chef eine zweijährige Studienreise ermöglicht hat. Besonderer Dank gebührt auch Herrn Professor Baltzer zu Würzburg.

Zusammenfassung.

1. Ausgehend von dem Namen: Syndesis, der von Häcker für die Bezeichnung der Konjugation eingeführt worden ist, unterscheide ich in den Oo- und Spermatozyten eine Präsyndesis und eine Syndesis. Letztere wird nach dem Grad der gegenseitigen Beziehung der Chromosomen in eine Eusyndese und Chalasthosyndese (statt Diakinese) eingeteilt. Die Fadenpaare der Chalasthosyndese nenne ich Schistonemen.

2. Aus Vergleichen geht hervor, daß der Ruhekern in den *Dendrocoelum*-Oozyten in ähnlicher Weise gebildet wird, wie bei den nach Rabls bzw. Boveris Untersuchungen bekannten Schulobjekten, bei der Salamanderhaut und den *Ascaris*-Blastomerenkernen, wogegen Schreiners bei *Tomopteris* ein abgekürztes Verfahren beobachteten.

3. Schreiners haben bei *Tomopteris* ein von vornherein gegebenes Schleifenbukett beschrieben, wogegen dasselbe im *Dendrocoelum*, wie das die Punkte 4—7 der Zusammenfassung der Studie II lehren, durch einen besonderen Entwicklungsprozeß entsteht. An der Ausführung der Orientierung nimmt zuerst eine diffuse, später aber von dem Centrosom ausgeübte zentrierende Kraft teil.

4. Die Zahlenreduktion durch Chromosomenkonjugation ist zuerst von Henking 1890 ausgesprochen worden. Nach Rückerts Auffassung, der sich manche Forscher angeschlossen haben, sprach man gegen die Mitte der Neunziger Jahre auch von einer Reduktion durch Segmentation eines kontinuierlichen Knäuels in die haploide Zahl. Die endweise Vereinigung beschreibt zuerst Montgomery 1900 und 1901, die Längskonju-

gation Winiwarter. Montgomery (1903, 1904), weiterhin Farmer und Moore (1903, 1904) stellen bald die Theorie der Faltung, d. h. die der indirekten Längskonjugation auf. Die ersten wirklichen Beobachter eines Konjugationsmodus sind Schreiners, die an verschiedenen Tieren eine Längskonjugation der Chromosomen feststellen.

Theoretisch genommen spricht nichts gegen diese Konjugationsmöglichkeiten. Ja, es ist phylogenetisch sehr leicht möglich, daß — eventuell durch Vermittlung der haploiden Segmentation — zuerst eine endweise Vereinigung, später eine Faltung der so verklebten Gebilde und erst zuletzt eine direkte Längskonjugation unter den Chromosomen hervorgetreten ist.

5. Die Zahlenreduktion erklärt nicht erschöpfend die Längskonjugation. Wir müssen derselben außerdem auch eine hohe vererbungsgeschichtliche Bedeutung zuschreiben, indem durch diesen Prozeß ein mikroskopisch nachweisbarer, aber auch submikroskopisch durchführbarer Austausch von Chromosomenteilen und infolgedessen eine Qualitätenmischung stattfinden kann.

6. Geschlechtschromosomen brauchen diese Qualitätenmischung nicht, daher konjugieren diese außerhalb des Schleifenbuketts und der Zahlenreduktion wegen auf sehr kurze Zeit.

7. Bezüglich *Dendrocoelum* konnte nachgewiesen werden, daß gemäß Montgomerys Annahme in jedem Chromosomenpaar je ein väterliches und ein mütterliches Element untereinander konjugiert, und daß diese nach Suttons Auffassung essentiell gleiche, die Summe der Paare dagegen paarweise qualitativ verschiedene Chromosomen repräsentieren.

8. Doch konjugieren auch essentiell verschiedene Chromosomen, dieselben sind aber Träger des Geschlechtes — also vererbungsgeschichtlich doch nahe Verwandte und außerdem — wie oben unter Punkt 6 bemerkt — ist ihre Konjugation von exzeptioneller Art.

9. Alle Einwände, die gegen die Längskonjugation von verschiedenen Forschern erhoben worden sind, werden durch meine Befunde an *Dendrocoelum* hinfällig, u. a. auch jener, daß den Chromosomen sowohl die Möglichkeit wie die Fähigkeit zur Bewegung fehle.

10. Die Oo- und Spermatozyten sind den Somazellen gegenüberzu stellen; sie sind keineswegs besonders differenzierte Zellen des Organismus. Sie sind ja differentiert — besonders männlicherseits —, aber nicht als Glieder des Organismus, sondern als neue Individuen als Anlagen eines neuen Organismus, daher müßten wir sie statt differentiert eher besonders organisiert nennen. Die Oo- und Spermatozyten kann man höchstens

mit indifferenten Zellen des Organismus so auch mit ihren Vorahnen in der Keimbahn vergleichen, aber auch so ergeben sich eine Menge von Unterschieden.

11. Die Chromosomen zeigen außerhalb der Geschlechtschromosomen keine Unterschiede nach dem Geschlecht; in der Konjugation ist also nicht die väterliche und mütterliche, sondern die zweielterliche, also die zweiindividuelle Herkunft der Chromosomen das wichtige Moment.

12. Das Anwachsen des Chromatinmaterials führt gewöhnlich zur Teilung der Chromosomen, es kann also nicht als ad hoc auftretende Ursache der Chromosomenkonjugation angenommen werden, wie es WASSERMANN will. Auch damit, in der Konjugation bloß die Erfüllung einer dualistischen Tendenz zu sehen, wie LUNDEGARDH meint, ist wenig gesagt. Der Konjugation können wir höchstwahrscheinlich auf phylogenetischem Wege näher treten und als eine Ursache dafür einen identischen Grund mit der Konjugation der Vermehrungszellen annehmen. Zunächst wird die Konjugation immer durch den zu dieser Zeit wachgerufenen Konjugationstrieb durchgeführt.

13. Die Konjugationsebene ist schon voraus bestimmt, weil sie senkrecht auf der Spaltungsebene der Einzelchromosomen steht. Dadurch ist zugleich ermöglicht, daß beide Tochterchromosomen an der Konjugation teilnehmen.

14. Aus negativen Befunden an Ausfall von Bukettfiguren und Chromosomenkonjugationen erhellt, daß die inneren Bedingungen zu dem Erscheinen einer Kokardefigur: eine doppelte Chromosomengarnitur, die vererbungsgeschichtliche (essentielle) Gleichheit je zweier Chromosomen und das Aktivwerden des Centrosomas sind. Wenn auch jeder dieser Faktoren vorhanden ist, so können äußere Kräfte — wie das die obligatparthenogenetischen Eizellen lehren — doch die Gestaltung der Bukettfiguren unterdrücken.

Literaturverzeichnis.

APÁTHY, ST., 1908. Fixierbarkeit und Färbbarkeit als Zeichen der Veränderung des physiologischen Zustandes. (A rögzithetöség és a fösthetöség különbözösége, mint az éllettani állapot változásainak jele az idegrendszerben. Akadémiai Értesitö.) Berichte der ung. Akad. d. Wiss. Budapest 1908. XIX. kötet. 8—9 füz. p. 401—411.

v. BAEHR, W. B., 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforschung. Bd. III, S. 269—333. Taf. XII—XV.

Baltzer, F., 1909 *a*. Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellf. Bd. 2, S. 549—632. 25 Textfig., Taf. XXXVII—XXXVIII.

— 1909 *b*. Über die Entwicklung der Echinidenbastarde mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Bd. XXXV, S. 5—15. 3 Fig.

— 1910. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellf. Bd. 5, S. 497—621. 19 Textfig., Taf. XXV bis XXIX.

Bonnevie, Kr., 1906. Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos österpreni. Jen. Zeitschr. Bd. 41.

Bonnevie, Kr., 1908. Chromosomenstudien I. Arch. f. Zellf. Bd. 1. S. 450—514. 2 Textfig., Taf. XI—XV.

— 1909. Chromosomenstudien II. usw. Arch. f. Zellf. Bd. 2, S. 201—278. 23 Textfig., Taf. XIII—XIX.

Boveri, Th., 1888. Zellenstudien II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena. 198 S., 5 Taf.

— 1890. Zellenstudien III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena. 88 S. 3 Taf.

— 1891. Befruchtung. Anat. Hefte, II. Abt. »Ergebnisse«, S. 386—485. 15 Textfig.

— 1900. Zellenstudien IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena.

— 1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkernes. Verh. d. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg. IV. F. Bd. XXXV, S. 67—90.

— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Kernes. Jena 1904.

— 1907. Zellenstudien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes. Jena. 292 S. 73 Textfig. 10 Taf.

— 1909. Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellf. Bd. 3. S. 187—268. 7 Textfig. Taf. VII—XI.

Brauer, A., 1892. Über das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb von der Bildung bis zur Ablage. Anhang zu den Abhandl. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.

Buchner, P., 1909. Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellf. Bd. III. S. 335—440. 5 Textfig. Taf. XVI—XXI.

Eisen, G., 1900. The Spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. of Morph. Vol. XVII.

Farmer, J. B. and Moore, J. E. S., 1903. New investigations into the reduction phenomena of animals and plants. Proc. Roy. Soc. London. Vol. LXXII.

— 1904. On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants. Quart. Journ. micros. Science. Vol. XLVIII.

Federley, H., 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra, sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. Zeitschr. f. Ind. Abst.- und Vererbl. Bd. 9. S. 1—110. 5 Textfig., Taf. I—IV.

Fick, R., 1893. Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56. S. 529—614. Taf. XXVII—XXX.

— 1905. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. und Entw.-Mech., Anat. Abt. Suppl. S. 179—228.

— 1906. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Anat. Hefte. II. Abt. Erg. d. Anat. u. Entwicklgsg. Bd. XVI. S. 1—140.

— 1908. Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. I. S. 604—611.

— 1909. Bemerkungen zu Boveris Aufsatz über die Blastomerenkerne von Ascaris und die Theorie der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. III. S. 521—523.

Fries, W., 1910. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generation von Artemia salina. Arch. f. Zellf. Bd. IV. 1910. p. 44—80. Taf. III—V.

Gelei, J., 1913. Über die Ovogenese von Dendrocoelum lacteum. Arch. f. Zellf. Bd. XI. S. 51—150. Taf. IV, V.

Goldschmidt, R., 1905. Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 21. S. 606 bis 654. 1 Textfig., Taf. XXXVI—XXXVIII.

— 1908 *a*. Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. (Distomum lanceolatum). Arch. f. Zellf. Bd. I. S. 232—244. Taf. VII.

— 1908 *b*. Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen? Antwort an Herrn und Frau A. und K. E. Schreiner. Arch. f. Zellf. Bd. I. S. 620—622.

— 1909. Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellf. Bd. II. S. 348—370. 6 Textfig. Taf. XXIV—XXV.

Gregoire, V., 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes I. Mém. La Cellule, Tom XXII. p. 221—376. 147 Textfig.

— 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium). La Cellule. Tom. XXIII. p. 311—355. 3 Fig., Pl. I—II.

— 1910. L'unité essentielle du processus meiotique (Second Mémoire) La Cellule. Tom. XXVI. p. 223—422. 145 Fig.

Häcker, V., 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Jen. Zeitschr. f. Nat.-Wiss. Bd. 37. S. 296—400. 16 Textfig., Taf. XVII—XX.

— 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I. 1909. S. 1—121. 43 Textfig.

— 1910. Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbsl. Bd. III. S. 181—200.

Hartwig, O., 1890. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. S. 1—138 Taf. I—IV.

Heidenhain, M. Plasma und Zelle. Jena. 1901.

Henking, H., 1891. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI. S. 685—737. 1 Textfig., Taf. XXXV—XXXVII.

Jansens, F. A., 1901. La spermatogénèse chez les Tritons. La Cellule. Tom. XIX. p. 7—116, Pl. I—III.

— 1905. Evolution des Auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La Cellule Tom. XXII. p. 377—428. Pl. I—VII.

v. Kemnitz, G. A., 1913. Eibildung, Eireifung, Samenreifung und Befruchtung von Brachycoelium salamandrae (Brachycoelium crassicolle [Rud.]). Arch. f. Zellf. Bd. X. S. 470—506. Taf. XXXIX.

Kühn, A., 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex De Geer und Polyphemus pediculus de Geer. Arch. f. Zellf. Bd. I. S. 538—586. 6 Textfig., Taf. XVIII—XXI.

Lundegardh, H., 1910. Über Kernteilungen in den Wurzelspitzen von Allium cepa und Vicia faba. Separatabdr. Svensk. Bot. Tidskrift, Bd. 4.

Lundegardh, H., 1913. Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. IX. S. 205 bis 330. 9 Textfig., Taf. XVII—XIX.

— 1914. Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung. Arch. f. Zellf. Bd. XIII. S. 145—157. Taf. IV.

Meves, Fr., 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. S. 414—491. 5 Textfig., Taf. XXII—XXVI.

— 1908. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! Antwort an Herrn und Frau Schreiner auf ihren Artikel »Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen?«. Arch. f. Zellf. Bd. I. S. 612—619.

— 1911. Chromosomenlängen bei Salamandra, nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Abt. II für Zeugs.- und Vererbsgl. Bd. 77. S. 273—300. Taf. XI, XII.

Moenkhaus, W. J., 1904. The development of the hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal Chromatin. Amer. I. Anat. Vol. 3. S. 29—66. 4 Pl.

Montgomery, Th. H. jr., 1901 *a*. The spermatogenesis of Peripathus (Peripatopsis) balfouri up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontg. Bd. 14. S. 277—368. Pl. 19—25.

— 1901 *b*. A study of the chromosomes of the germ cels of Metazoa. Transact. of Americ. Phil. Soc. Vol. 20. N. S. Pl. 2. p. 154—236. Pl. 4—8.

— 1903. The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance. Biol. Bull. Vol. 4.

— 1904. The maturation phenomena of the germ zells. Biol. Bull. Vol. 6.

Nemec, B., 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andre zytologische Fragen. Berlin 1910. 532 S. 119 Texfig., 5 Taf.

Rabl, C., 1885. Über Zellteilung. Morphol. Jahrb. Bd. 10. S. 214—330. 5 Textfig., Taf. VII—XIII.

Rosen, F., 1913. Über die Entwicklung von Echinaster sepositus. Anat. Anz. Bd. 44. S. 381—383. 4 Textfig.

Rosenberg, O., 1904. Über die Tetradenteilung eines Droserabastards. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXII.

Rückert, J., 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. 7. S. 107—160. 6 Textfig.

— 1894. Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Anat. Hefte. Ergebnisse der Anat. und Entwicklgsg. Bd. III. S. 517—583. 7 Textfig.

— 1894. Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte I. Abt. XII. Heft. S. 263—350. Taf. XXI—XXV.

— 1895. Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyklopseies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. S. 339—369. Taf. XXI, XXII.

Schleip, W., 1909. Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. Arch. f. Zellf. Bd. II. S. 390—431. Taf. XXX—XXXIII.

Schoenfeld, H., 1901. La Spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. de Biol. T. 18.

Schreiner, A. und K. E., 1904. Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion. Anat. Anz. Bd. XXIV. S. 561—578. 24 Textfig.

— 1905. Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. (L.). Arch. de Biol. Tom. XXI. S. 183—314. Taf. V—XII.

— 1906 *a*. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis, Eschschotlz. Arch. de Biol. Tom. XXII. p. 1—69. 2 Textfig., Taf. I—III.

— 1906 *b*. Neue Studien usw. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa (Laur.), Spinax niger (Bonap.) und Myxine glutinosa (L.). Arch. de Biol. Tom. XXII. p. 419—492. 1 Textfig., Taf. XXIII, XXIV.

— 1906 *c*. Neue Studien usw. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophryotrocha puerilis Clprd.-Mecz. Anat. Anz. Bd. XXIX. S. 465—479. 17 Textfig.

— 1907. Neue Studien usw. IV. Die Reifung der Geschlechtszellen von Enteroxenos östergeni Bonn. Skrift. Vidensk. Christiania Bd. I. 25 S. 6 Taf.

— 1908 *a*. Neue Studien usw. V. Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus Lss. Skrift. Vidensk. Christiania 1908. No. 8. 24 S. 4 Taf.

— 1908 *b*. Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves. Skrift. Vidensk. Christiania. No. 4. 31 S. Taf. I—III.

Sutton, W. S., 1902. On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. Vol. IV.

— 1903. The Chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. IV.

v. Tellyesnitzky, K. Die Entstehung der Chromosomen. Evolution oder Epigenese? Berlin, Wien 1907. 47 S. 22 Textfig.

Vejdovsky, F., 1905. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag 1905. Königl. Böhm. Ges. d. Wiss. 103 S. Textfig. I—V. Taf. IX.

— 1912. Zum Problem der Vererbungsträger. Königl. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. 184 S. 16 Textfig., 12 Taf.

Wassermann, F., 1913. Die Oogenese des Zoogonus mirus Lss. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. II. Abt. S. 1—140. 43 Textfig., Taf. I—IV.

Weismann, A., 1887. Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena. 75 S. 3 Textfig.

Wilson, E. B., 1912. Studies on Chromosomes. VIII. Observations on the Maturation-Phenomena in Certain Hemiptera and Other Forms, with Considerations on Synapsis and Reduktion. Journ. of Exper. Zool. Vol. 13. p. 345—431. 9 Pl.

v. Winiwarter, H., 1901. Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. d. Biol. Vol. 17.

v. Winiwarter et Sainmont, 1909. Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat.) Chap. IV. Arch. de Biol. Tom. XXIV.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Wien,
Histologische Abteilung).

Über die somatische Mitose des Menschen.

Von
Dr. Th. Rappeport.

Mit 2 Textfig. und Tafel XVIII.

Die vorliegende Untersuchung wurde zu dem Zwecke unternommen, die Frage nach der Anzahl und den Eigenschaften der menschlichen Chromosomen zu klären. Es sollten zunächst die somatischen Mitosen genau untersucht und die Zahl der Chromosomen bei beiden Geschlechtern festgestellt, hierauf die Reifung der Geschlechtszellen studiert und die Abweichungen im Teilungsmodus bei Zellen aus pathologischen Geweben von dieser Basis aus konstatiert werden.

Dieses Ziel konnte, um es gleich vorweg zu sagen, nicht erreicht werden. Vor allem deshalb, weil ich die Arbeit persönlicher Umstände halber frühzeitig abbrechen mußte und in den nächsten Jahren wohl kaum Gelegenheit haben werde, sie fortzusetzen.

Wenn ich gleichwohl die unvollständigen Resultate meiner Untersuchungen veröffentliche, so bestimmt mich dazu vor allem der Umstand, daß über die so wichtige Frage der Teilung somatischer Zellen beim Menschen nur ältere und recht sparsame Angaben in der Literatur vorliegen, daß über die Anzahl der Chromosomen in menschlichen Samenzellen die widersprechendsten Angaben gemacht wurden, daß alle diese Zahlen an Schnittpräparaten gewonnen wurden, was immer die Möglichkeit offen läßt, daß Kerne zerschnitten oder Chromosomen herausgerissen wurden, während meine Resultate ausnahmslos aus der Beobachtung ganzer unverletzter Zellen abgeleitet wurden und daß mir schließlich, dank dem freundlichen Entgegenkommen Prof. Kolmers[1]) ein besonders gutes Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, wie es für derartige Untersuchungen nicht jedermann leicht zugänglich ist.

[1]) Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle Herrn Prof. W. Kolmer, durch dessen weitestgehende Unterstützung das Zustandekommen dieser Arbeit ermöglicht wurde, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Über normale somatische Mitosen beim Menschen gibt es, soweit mir die Literatur bekannt ist, nur eine einzige besondere Arbeit von Flemming aus dem Jahre 1898, wenn man von seinen wenig ausführlichen Bemerkungen über Kernteilungen beim Menschen in einer früheren allgemeineren Darstellung 1881 absieht. In dieser Publikation befaßt er sich mit der Chromosomenzahl beim Menschen, die er an vier Mitosen aus einem Schnittpräparat vom Corneaepithel mit annähernd 24, jedenfalls mehr als 22, weniger als 28 feststellt. Schon vorher hatte Hansemann (1890, 1891, 1893) im Anschluß an seine Untersuchungen über pathologische Mitosen auch normale Zellteilungen in verschiedenen Geweben Erwachsener beschrieben. Er findet in den Teilungsfiguren der einzelnen Gewebe im allgemeinen weniger Unterschiede als in den Ruhekernen derselben, nur in der Länge und Dicke der Chromosomen weichen die Kerne verschiedener Gewebe voneinander ab. Über die Zahl der Chromosomen sagt er 1891, daß sie nicht mit Sicherheit zu bestimmen sei, in einem Falle 18, einem andern 24, in einem lockeren Knäuel ohne Längsteilung mit Sicherheit »über 40« betragen habe, 1893, daß sie sicher höher als 24 sei. Galeotti (1893) erwähnt bei seinen Studien der pathologischen Zellteilung gelegentlich auch normale. Die Zählung der Chromosomen in normalen Mitosen war ihm »unmöglich«. Abgesehen von der »Gewißheit der großen Veränderlichkeit dieser Zahl«, die nach ihm in einigen Kernen 60, in andern nur 6 betrug, konnte er nichts darüber feststellen. Die übrigen Angaben über Zellteilungen beim Menschen beziehen sich alle auf Samenzellen und sind in der ausführlichen Darstellung der menschlichen Spermatogenese von Winiwarter 1912 zusammengestellt und besprochen, weshalb ich sie hier übergehen darf. Nur um die großen Differenzen in den Angaben der verschiedenen Autoren über die Zahl der Chromosomen aufzuzeigen, will ich hier eine Zusammenstellung dieser Zahlen geben:

Hansemann 1891	in somatischen Zellen	18, 24, über 40
Derselbe 1893	» » »	mehr als 24
Fleming 1898	» » »	annähernd 24
Bardeleben 1892	in Samenzellen	erste Reifeteilung 16 zweite Reifeteilung 8
Derselbe 1897	» »	erste Reifeteilung 8 zweite Reifeteilung 4
Wilcox 1900	» »	18?
Duesberg 1906	» »	nahe an 24
Moore und Arnold 1906	» »	erste Reifeteilung 16 (haploide Zahl)
Branca 1910	» »	erste Reifeteilung 12 zweite Reifeteilung »ungefähr 24« (!)

Branca 1911	in Samenzellen	erste Reifeteilung 12
		zweite Reifeteilung »mehr als 18« (!)
Guyer 1910	in Spermatogonien	22 (20 + 2 akzessorische Chromosomen)
	in Spermatozyten I. Ord.	12 (10 gepaarte + 2 akzess. Chromosomen)
	» » II. »	a) 7 (5 gepaarte + 2 akzess. Chromosomen)
		b) 5 gepaarte
Montgomery 1912	in Spermatiden	a) 12 (11 + 1 X-Chromosom)
		b) 12 (11 + 1 Y-Chromosom)
Winiwarter 1912	in Spermatogonien	47
	in Spermatozyten	a) 23
	» »	b) 24
Gutherz 1912	» »	erste Reifeteilung annähernd 12
Jordan 1914	» »	» » 12 + ♂
Wiemann 1917	in Spermatogonien	24 (22 + 1 X + 1 Y)
	in Spermatiden	a) 12 (11 + 1 X)
	» »	b) 12 (11 + 1 Y)

Man sieht aus dieser Aufstellung, welche Unklarheit über diesen wichtigen Punkt noch herrscht und wie notwendig es wäre, diese Fragen zunächst einmal an somatischen Zellen, die für diese Untersuchung wesentlich geeigneter sind, da sie größere Kerne haben, klarzustellen. Einen Beitrag hierzu sollen die folgenden Ausführungen liefern.

Es sollten zur Untersuchung nur Gewebe von möglichst lebend fixiertem menschlichen Material verwendet werden, die ohne Schnitte herzustellende zur Zählung der Chromosomen geeignete Präparate liefern konnten. Versuche ergaben, daß hierfür speziell, wie es für Tiere ja schon oft empfohlen wurde, ausgebreitete Epithelien, wie die Überzüge der Pleura, des Peritoneums und des Amnions mit den ihnen anhaftenden flächenhaft angeordneten Bindegewebszellen geeignet sind. Voraussetzung war gutes Material und entsprechende Fixierung. Es standen mir 21 menschliche Embryonen im Alter von 5 Wochen bis 5 Monaten zur Verfügung, von welchen 18 sofort nach der Operation, die wegen Extrauteringravidität oder Uterustumoren, meist Myomen, vorgenommen worden war, einzelne auch mittelst Durchspülung von den Nabelgefäßen aus fixiert und einwandfrei erhalten waren. Als Fixierungsflüssigkeit diente Zenker-Formol, Heidenhains »Susa«-Gemisch und Pikrinsublimat. Die Präparation wurde so vorgenommen, daß nach tagelangem Waschen in fließendem Wasser von Pleura, Peritoneum und Amnion möglichst dünne Häutchen abgezogen und unter der binokulären Lupe mit Hilfe feinster Nadeln noch so weitgehend wie möglich gespalten wurden. Man kann auf diese Art Stücke von Epithelien bis zu einer Zellschichtdicke erhalten, wenn auch gewöhnlich bis drei Zellschichten vorlagen und dies

die Beobachtung mit den stärksten Systemen nicht hinderte. Die Häutchen wurden mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Andre Färbungen konnten aus Zeitmangel nicht vorgenommen werden, doch erscheint es mir möglich, daß man durch Färbungen andrer Art den Verlauf von übereinanderliegenden Chromosomenschleifen manchmal klarer hätte erkennen können. Nach der Färbung und Entwässerung wurden die Häutchen zwischen zwei Deckgläschen in Dammarharz ausgebreitet und eingeschlossen, was den großen Vorteil bot, jeden Kern sowohl von der Ober- als Unterseite betrachten, zeichnen und zählen zu können. Manche fragliche Überdeckungen von Chromosomen konnten auf diese Weise aufgeklärt werden. Die Untersuchung erfolgte mit Zeiss Apochromat 1,5 mm, Apert. 1,30 Kompensationsokular 12 und 18, mit Abbéschem Zeichenapparat oder unter Anwendung direkter Projektion auf die Zeichenfläche mit Hilfe einer Bogenlampe. Alle Zeichnungen wurden später mit dem

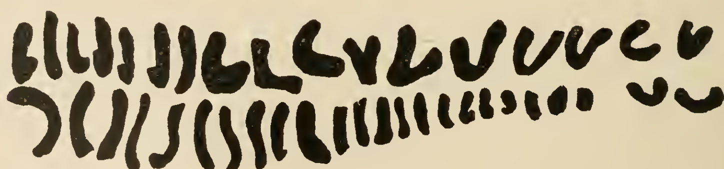


Fig. 1.

neuen Zeissschen Stereo-Okular auf eventuelle Zusammenhänge der Chromosomen oder sonstige zweifelhafte Einzelheiten von beiden Seiten nachkontrolliert, und auch dieses Hilfsmittel hat mir gute Dienste geleistet.

Von den 18 einwandfrei fixierten Embryonen habe ich nur 12 genauer auf Mitosen untersuchen können. Reichliche Mitosen zeigten acht von diesen, während sie bei den andern spärlicher waren. Und zwar hatte ich von vier derselben Amnion, von sieben Pleura und Peritoneum zur Verfügung. Was die Häufigkeit der Mitosen anbelangt, so kann man wohl sagen, daß im allgemeinen in den jüngeren Stadien, wie zu erwarten, mehr Mitosen zu finden sind; doch stimmt das nicht durchweg, es macht vielmehr den Eindruck, als ob die Zellvermehrung in den untersuchten Geweben schubweise erfolgte. Dazu kommt, daß man meist ein bestimmtes oder zwei zeitlich naheliegende Teilungsstadien vorherrschen sieht, was auf eine gewisse Synchronie im Zellteilungsvorgang eines Gewebes schließen ließe. Doch möchte ich diese Angaben nur mit einer gewissen Reserve vorbringen.

Pluripolare und asymmetrische Mitosen, wie sie Hansemann in jedem Gewebe mit lebhafter Zellvermehrung erwartet, sind mir nie zu

Gesicht gekommen. Dagegen habe ich bei Bindegewebskernen gelegentlich Bilder, die auf eine direkte Zellteilung zurückzuführen sein dürften, beobachten können.

Betrachten wir den Teilungsvorgang im einzelnen: Schon HANSEMANN hebt hervor, daß die ruhenden Kerne der einzelnen Gewebe sich vielmehr voneinander unterscheiden als ihre Mitosen. Ich kann das für die von mir untersuchten Gewebe bestätigen. Die ruhenden Kerne des Amnions (Fig. 1) sind kleiner (doch sind, wie auch aus den beigegebenen Figuren ersichtlich, die Kerne ein und desselben Gewebes auch sehr verschieden groß), meist der Kugelform mehr genähert als die eiförmigen oder unregelmäßigen Kerne der Pleura und des Peritoneums. Die chromatische Substanz ist feiner, beinahe staubförmig verteilt und entfärbt sich beim Differenzieren schneller, während die Nukleolen, zwei bis sechs an Zahl, die Farbe sehr lange halten und daher besonders stark in die Augen fallen. In den Pleurakernen ist die Zahl der Nukleolen geringer,

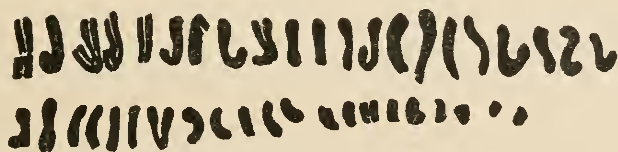


Fig. 2.

eins bis drei, die chromatische Substanz grobflockiger und stärker färbbar. Wieviel von den Nucleolen als echte azidophile anzusprechen sind, kann ich nicht entscheiden, da ich keine Spezialfärbungen angewandt habe. Ich glaube aber, daß mindestens ein Teil von ihnen basophil ist und nichts andres als dichter gehäuftes Chromatin darstellt. Dafür spricht auch ihre meist unregelmäßige Form, sowie die auffallende Verschiedenheit ihrer Größe und Zahl. Bei weitgehender Differenzierung erscheint oft in der Mitte eines Nukleolus eine ungefärbte Stelle, die wie ein Hohlraum aussieht. Wahrscheinlich bedeutet das Auftreten zahlreicher Nucleolen bereits den Beginn der Vorbereitung zur Mitose.

Denn auf dem nächsten Stadium (Fig. 2) sehen wir im Kern zahlreiche unregelmäßige Chromatinbrocken, während die übrige chromatische Substanz sich in feineren und gröberen Körnchen längs der anscheinend maschenförmigen Lininfäden anordnet und besonders in deren Winkel sammelt. Die Körnchen verschmelzen mehr und mehr zu kurzen Bändern und unregelmäßigen Klumpen (Fig. 3), und bald sehen wir, durch achromatische Fäden, auf welchen sich hie und da noch Chromatinkörnchen

zeigen, verbunden, distinkte Chromatinschleifen von verschiedener Länge und Dicke auftreten (Fig. 4). Die Schleifen werden immer deutlicher einheitlicher in ihrer Struktur und länger, ihre Zahl größer, die achromatischen Fäden werden immer zarter und körnchenfreier, bis sie allmählich ganz verschwunden sind (Fig. 5 und 6) und wir den typischen Leptotänkern (Fig. 7) vor uns haben. Niemals hingegen habe ich in meinen Präparaten, in denen ich hunderte von Kernen im Spiremstadium durchmusterte, einen zusammenhängenden Chromatinfaden, wie er so häufig bei andern Objekten beschrieben wurde, gefunden. Die Chromosomen bilden sich also in den somatischen Zellen des Menschen nicht durch Segmentierung eines vorübergehend einheitlichen chromatischen Fadens, sondern sofort als individualisierte Schleifen durch Zusammenfließen kleiner Chromatinkörnchen. Aus dem Leptotänstadium gehen die Kerne durch Verkürzung und Verdickung der Chromosomen in das Pachytänstadium über (Fig. 8, 9). In diesem waren sie am besten zählbar, während sie in den Äquatorialplatten nur selten so günstig lagen, daß ihre Zählung trotz der vorhandenen optischen Hilfsmittel möglich gewesen wäre. In der Anordnung zur Äquatorialplatte halten nicht alle Chromosomen gleichmäßig Schritt, so daß wir oft einzelne oder Gruppen derselben noch abseits liegend finden, wenn die übrigen sich bereits in die Äquatorialebene eingestellt haben (Fig. 16). Ich erwähne dieses Verhalten deshalb, weil ein solches von manchen Autoren in Samenzellen als charakteristisch für Heterochromosomen oder akzessorische Chromosomen angesehen wurde (z. B. Guyer), von andern (z. B. Galeotti) als Zeichen einer pathologischen Zellteilung. Ich komme bei Besprechung der Anaphase noch auf diesen Punkt zurück.

Die Kernmembran bleibt sehr lange erhalten. Oft sieht man noch Reste von ihr zu einer Zeit, wo die Äquatorialplatte schon ganz ausgebildet ist (Fig. 11) (auf meinen Präparaten war sie freilich häufig nicht recht sichtbar, weil die Entfärbung, um eine möglichst klare Differenzierung der Chromosomen zu erhalten, äußerst weit getrieben war; doch ließ die Anordnung der Schleifen, sowie die scharfe Grenze der plasmatischen Strukturen ihr Vorhandensein mit Sicherheit erschließen). Die Kerne nehmen im Leptotän und Pachytänstadium nicht Kugel- oder Eigestalt an, vielmehr behalten sie bei Pleura und Peritoneum bis zur Auflösung der Membran ihre unregelmäßige häufig eingebuchtete und sogar gefaltete Form bei, während sich im Innern die Schleifen bilden und in ihrer Lagerung dieser Form anpassen (Fig. 4, 5, 6, 8). Die Schleifen lagern sich wohl vorzugsweise an die innere Fläche der Kernmembran an, doch durchziehen nicht selten auch lange Fäden den Innenraum des Kernes.

Längsspaltung der Schleifen habe ich im Spiremstadium nie beobachtet. Erst in der Äquatorialplatte tritt sie manchmal (Fig. 11), aber auch da selten, in Erscheinung. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Längsteilung erst knapp vor dem Auseinanderrücken der Chromosomen statt hat und daß diese Phasen bis zum späteren Diaster sehr schnell ablaufen.

Betrachtet man die Spindel von der Seite, so fällt die Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Chromosomen wieder auf. Selten liegen sie wirklich in einer Ebene, vielmehr sind fast immer einzelne oder ganze Gruppen ober- oder unterhalb des Äquators zu sehen (Fig. 12 und 13); auch trapezförmige Anordnung, wie sie Galeotti für pathologische Teilungen für charakteristisch ansieht, kommt vor. Ganz besonders möchte ich auf Bilder wie in Fig. 13 aufmerksam machen, in welchen ein Chromosom dem einen Pol ganz genähert erscheint, während der größte Teil der übrigen noch nahe dem Äquator steht. Solche Bilder werden bei Samenreifungsteilungen oft als charakteristisch für Heterochromosomen gedeutet, während sie hier eine ganz gewöhnliche Erscheinung sind. Hierauf hat Gutherz bereits hingewiesen. Man sieht daraus, wie vorsichtig man sein muß, aus der bloßen Lagerung eines Chromosoms auf seine Heterochromosomennatur zu schließen.

Zur Untersuchung der achromatischen Figuren waren meine Präparate wegen der schon erwähnten starken Differenzierung nicht sehr geeignet. Vor Ausbildung des Monasters konnte ich von Centrosomen und Spindel nichts bemerken; erst in diesem Stadium waren beide meist, wenn auch oft unvollständig sichtbar. Die Spindelfasern sind sehr häufig bogenförmig gekrümmt, wie es Hansemann für die Spindel des Lippenkrebses angibt. Manchmal liegen die Zentralkörperchen der Chromosomenplatte, besser dem Chromosomenzylinder, so nahe, daß die Spindel in Seitenansicht viel breiter wie lang aussieht.

Das Stadium des frühen Diasters ist selten und es ist mir nicht gelungen, einen zählbaren Diaster zu finden. Die späteren Stadien sind wieder häufiger. Wieder kann man beobachten, daß die Chromosomen sich nicht gleich schnell den beiden Polen nähern, und fast regelmäßig ist einer der beiden Tochterkerne in seiner Entwicklung dem andern voraus (Fig. 14). Die Spindel wird in der Mitte durch einen relativ großen und stark färbbaren Spindelrestkörper eingeschnürt, der noch lange nach Bildung der Tochterkerne sichtbar bleibt.

Nachdem ich so den Gang der Teilung im allgemeinen skizziert habe, komme ich zur Frage nach Größe, Form und Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen. Daß ihre Größen innerhalb ein und desselben

Kernes außerordentlich voneinander verschieden sind, heben fast alle Autoren, die sich damit beschäftigten, hervor. Die kleinsten Chromosomen verhalten sich zu den größten in ein und demselben Kern oft wie 1 zu 6, und dazwischen liegen alle Übergangsstufen. Ebenso verschieden ist ihre Form. Von kurzen, dicken, fast kugeligen Gebilden, bis zu langen, schlanken, leicht gebogenen Stäbchen, sehen wir mancherlei Varianten, sichel-, haken-, V- und S-förmige Chromosomen im Bestand derselben Äquatorialplattengarnitur. Die Textfiguren 1 und 2 stellen die nebeneinander gezeichneten Chromosomen der Kerne 10 und 11 dar und geben ein Bild dieser Mannigfaltigkeit. Ob dabei diese »Garnituren« für alle Kerne übereinstimmend zusammengestellt sind, wage ich nicht zu entscheiden. Ich hatte zu wenig Äquatorialplatten, in welchen alle Chromosomen so deutlich sichtbar waren, wie es zur Entscheidung dieser Frage nötig wäre, zur Verfügung, und nur Äquatorialplatten können für eine solche Analyse in Betracht kommen, weil im Spirem Form und Größe der Chromosomen noch nicht festgelegt ist. Ich neige aber zu der Ansicht, daß eine solche wengistens beiläufige Kongruenz besteht, denn tatsächlich machen die Kerne den Eindruck, als wären ungefähr gleichviel große und kleine gebogene und geknickte Chromosomen in verschiedenen Kerngarnituren anzutreffen.

Die umstrittenste Frage aber ist die nach der Zahl der Chromosomen. Ich habe eingangs die diesbezüglichen Angaben der verschiedenen Autoren zusammengestellt und will nun meine eigenen, von allen früheren Untersuchungen wieder abweichenden Zählungsresultate anführen: Ich habe 11 Kerne im Spirem und Monasterstadium, von vier verschiedenen Embryonen stammend, nach sorgfältigster Auswahl in der oben angegebenen Weise unter Kontrolle von beiden Seiten genau gezeichnet und nach Möglichkeit genau gezählt. Zu einer einzigen sicheren Zahl, die jede andre Zählmöglichkeit ausschlösse, bin ich bei keinem gekommen. Wenn man die beigefügten Figuren ansicht, wird man begreifen, daß es bei absoluter Gewissenhaftigkeit oft äußerst schwer ist zu entscheiden, ob an einer bestimmten Stelle zwei Chromosomen mit ihren Enden aneinander liegen oder eine Knickung eines Chromosoms vorliegt. Es gab auch nicht einen Kern, bei dem solche Zweifel, bei der hier angewendeten peinlichen Kontrolle nicht mehrfach bestanden, trotzdem auf den ersten Blick diese aus vielen ausgewählten Kernen scheinbar sehr klare Verhältnisse boten. Um nun so objektiv als möglich die richtige Zahl zu ermitteln, bin ich so vorgegangen, daß ich jede nur irgend fragliche Stelle nach beiden (oder manchmal auch drei) Möglichkeiten gezählt, und die mir subjektiv wahrscheinlichste Ziffer unterstrichen, dann sowohl die

niedrigsten als die höchsten, als auch die wahrscheinlichsten Ziffern für jede Chromosomengruppe eines Kerns addiert habe. Ich erhielt so für jeden Kern drei verschiedene Zahlen, von welchen natürlich die beiden äußersten ganz unwahrscheinlich waren, da wohl kaum bei jeder fraglichen Gruppe immer die niedrigere oder immer die höhere noch mögliche Zahl die richtige gewesen sein dürfte. Immerhin hat diese Art der Zählung den Vorteil, daß auch alle möglichen Deutungen berücksichtigt, die Zahlen außerhalb dieser Breite jedenfalls ausgeschlossen sind. Wenn ich z. B. bei einem Kern, alle zweifelhaften Stellen mit der niedrigeren Zahl angenommen, 36, mit der höheren 44 erhalte, so kann ich jedenfalls für diesen Kern mit Sicherheit jede Zahl ausschließen, die nicht zwischen 36 und 44 gelegen ist. Setze ich noch die subjektiv wahrscheinlichste hinzu und vergleiche so alle gewonnenen Resultate, so muß ich mit Sicherheit zu einer ziemlich schmalen Grenze kommen, innerhalb welcher die richtige Chromosomenzahl für den Menschen liegt, vorausgesetzt, daß diese Zahl in somatischen Zellen verschiedener Gewebe überhaupt konstant ist.

Ich gebe im folgenden die so erhaltenen Zählungsresultate:

Art des Kernes	Stadium	Niedrigste	Wahrscheinlichste	Höchste
		Zahl der Chromosomen		
Amnion E2 (4—5 Wochen) Fig. 11	Äquatorialplatte mit Längsspaltung	38	42	46
Amnion » » » Fig. 15	Äquatorialplatte	40	42	45
Amnion » » »	Spirem-leptotän	40	44	48
Pleura E1 (ca. 6 Wochen)	Spirem	35	40	44
Pleura E15 (10 Wochen) Fig. 10	frühe Äquatorialplatte	39	41	44
Pleura » » » » 16	Spirem	35	38	44
Pleura E16 » »	»	40	43	48
Pleura » » »	»	40	42	48
Pleura » » » » 9	»	32	38	45
Pleura » » » » 7	Spirem-leptotän	37	44	53
Pleura » » » » 7	»	36	42	45

Betrachten wir diese Zahlen, die auf den ersten Blick sehr stark voneinander abweichen, näher, so müssen wir, wie gesagt, die äußersten Grenzzahlen zunächst ausscheiden. Sie zeigen nur an, daß unter den untersuchten Kernen sicher keiner ist, in dem die Chromosomenzahl geringer als 32 oder höher als 53 sein könnte, auch wenn jede mögliche subjektive Ansicht nach der geringsten oder größten Zahl einseitig berücksichtigt wird. Auch das ist schon ein Resultat, wenn man bedenkt, daß außer Winiwarter (mit 48) und Moore und Arnold (mit 32) alle Autoren geringere Zahlen angeben. Die Breite der möglichen Zahlen wird aber viel geringer, wenn man die wahrscheinlichen Zahlen in Betracht zieht, sie liegt dann zwischen 38 und 44. Sehen wir nach, welche Zahlen in jedem untersuchten Kerne als möglich vorkommen, so finden wir nur die Zahlen zwischen 40 und 44. Von diesen wieder erscheint die Zahl 42 viermal als wahrscheinlichste, die Zahlen 40, 44 und 38 zweimal, 43 einmal.

Nach diesen Zählungen bin ich wohl berechtigt, die Chromosomenzahl für den Menschen bei den untersuchten Geweben mit Sicherheit zwischen 40 und 44 und mit großer Wahrscheinlichkeit zwischen 40 und 42 anzunehmen. Welche von diesen drei Zahlen 40, 41 und 42 die richtige ist, ob die beiden Geschlechter in der Chromosomenzahl differieren, in welchem Falle allein die Zahl 41 in Betracht käme und demgemäß ein oder zwei Heterochromosomen vorhanden sind, diese Fragen werden erst weitere Untersuchungen zu entscheiden haben[1]).

Wien, den 1. Juli 1921.

Literatur.

Bardeleben. Spermatogenese bei Säugetieren, besonders beim Menschen. Verh. Anat. Gesellsch. zu Wien. 1892. Anat. Anz. Bd. 7.

— Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. Arch. für Anat. und Phys. Anat. Abt. 1897.

Branca. Charactère des deux Mitoses de Maturation chez l'homme. Bibl. anat. Suppl. 1910.

— Les Mitoses spermatocytaires chez l'Homme. Bibl. anat. Bd. 21, 1911.

Duesberg. Sur le nombre des Chromosomes chez l'homme. Anat. Anz. 28, 1906.

[1]) Während der Drucklegung erschien eine Mitteilung von Grosser der ebenfalls menschliches Amnion untersuchte (Anat. Anz. Ergebnisse Bd. 54). Er konnte ebenfalls in einem Objekte niedrige Zahlen bis 36, an einem jüngeren Amnion 47 bis 48 Chromosomen nachweisen, also auch die Frage nicht endgültig entscheiden.

FLEMMING. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 20. 1881.

—— Über die Chromosomenzahl beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 14, 1898.

GALEOTTI. Beitrag zum Studium des Chromatins in den Epithelzellen des Karzinoms. Beitrag zur path. Anat. Bd. 14, 1893.

GALEOTTI und LUSTIG. Zytologische Studien über pathologische menschliche Gewebe. Ebendort, 1893.

GUTHERZ. Über ein bemerkenswertes Strukturelement (Heterochromosom?) in der Spermiogenese des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. 79. II. 1912.

—— Geschlecht und Zellstruktur. Naturwissenschaften Bd. 8. 1920.

GUYER. Accessory Chromosoms in man. Biological Bulletin. Volume 19/4. 1910.

HANSEMANN. Über asymmetrische Zellteilung in Epithelkrebsen. Arch. f. Anat. und Phys. 1890.

—— Über patholog. Mitosen. Arch. f. Anat. und Phys. 1891.

—— Studien über Spezifizität, Altruismus und Anaplasie der Zellen. Berlin 1893. Hirschwald.

JORDAN. Carneg. Inst. Publ. 182. S. 165.

MONTGOMERY[1]). The human Spermatogenesis. Journ. of Acad. Nat. Scienc. Philad. Ser. 2. Vol. 15. 1912.

MOORE und ARNOLD[2]). On the Constancy of Form among the Synaptic gemini (Heterotype chromosoms) in certain Animals. Proc. Royal Soc. London. Vol. 77, 1906.

STRÖBE. Vorkommen und Bedeutung der asymmetrischen Karyokinese. Beitr. zur Patholog. Anat. Bd. 14. 1893.

WIEMANN[1]). The Chromosoms of Human Spermatocytes. Amer. Journal of Anat. Vol. 21. 1917.

WILCOX. The human Spermatogenesis. Anat. Anzeig. Bd. 17. 1900.

WINIWARTER. Etudes sur la Spermatogenèse humaine. Arch. de Biologie. T. 27. 1912.

Tafelerklärung.

Fig. 1—14. Aufeinanderfolgende Stadien der Mitose.

Fig. 1. Ruhender Kern, Amnion E^{18} (16 mm N.-St.-L.).

Fig. 2. Beginnende Chromatinkonzentration, dasselbe Amnion.

Fig. 3—6. Ausbildung der Chromatinschleifen. Pleura E^{16} (21 mm N.-St.-L.).

Fig. 7. Leptotänstadium. Pleura E^{16}.

Fig. 8. Übergang zum Pachytänstadium. Pleura E^{16}.

Fig. 9. Pachytänstadium. Pleura E^{16}.

Fig. 10. Ausbildung der Äquatorialplatte. Pleura E^{15} (Ende des 3. Mon.).

Fig. 11. Äquatorialplatte mit Längsspaltung der Chromosomen. Amnion E^{2} (4—5 Wochen).

---

[1]) Im Original nicht zugänglich, zitiert nach GOLDSCHMIDT, Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.

[2]) Zitiert nach WINIWARTER.

Fig. 12. Spindel von der Seite. Pleura E^{15}.

Fig. 13. Spindel mit einem polnäheren Chromosom. Pleura E^{16}.

Fig. 14. Ausbildung der Tochterkerne mit Spindelrestkörper.

Fig. 15. Äquatorialplatte. Amnion E^{2}.

Fig. 16. Äquatorialplatte mit abseits gelegenem Chromosomenpaar. Amnion E^{2}.

Die Figuren sind mit Ausnahme der Fig. 15 mit Zeiss Apochromat 1,5, 1/30 und Kompens.-Okul. 18 mit Abbéschem Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches gezeichnet; Fig. 15 mit Kompens.-Okul. 12 und direkter Projektion auf die Zeichenfläche mittels Bogenlampe.

Der Bau und die Entladung der Penetranten von Hydra attenuata Pallas.

Von

Paul Schulze, Berlin.

Mit 26 Textfiguren und Tafel XIX.

Inhaltsübersicht.

Die vorliegende Arbeit erstreckt sich nur auf die kompliziertesten Kapseln der Süßwasserpolypen, die Penetranten, und zwar in der Hauptsache auf die infolge ihrer Größe besonders günstigen von *Hydra attenuata* Pallas.

Die Resultate gelten also zunächst auch nur für sie, spätere Studien an anderen Objekten müssen klarlegen, wie weit sie verallgemeinert werden können. Den *Hydra*-Penetranten anscheinend sehr ähnlich sind die Stilettkapseln der *Athekata capitata*, während die entsprechenden Kniden andrer mariner Knidarier wohl im Prinzip mit ihnen übereinstimmen, in vielen Einzelheiten aber abweichen, wie mir recht deutlich z. B. die Durchschlagkapseln einer *Ephyra* zeigten, die regelmäßig in den Becken des Zoologischen Institutes auftritt und offenbar zu *Cyanea* gehört.

Eine treffende kritische Darstellung des heutigen Standes der Nesselkapselforschung hat kürzlich KÜHN in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches gegeben, ich kann mich daher in bezug auf die bisher vorliegende Literatur hier kurz fassen und im übrigen auf jene Darstellung verweisen.

Nur wer sich selbst einmal mit ähnlichen Untersuchungen abgegeben hat, kann ermessen, wieviel Arbeit und Mühe in der vorliegenden kleinen Arbeit steckt. Das Nesselkapselstudium ist eine richtige Yogaübung im kleinsten; an vielen Hundert Hydren habe ich immer wieder die Kniden betrachtet. Wer die folgenden Zeilen liest und dann an die Nachprüfung geht, denke nicht gleich bei den ersten Mißerfolgen, »da scheint ja reichlich viel hineinphantasiert zu sein!« Naturgemäß wird sich bei der Feststellung von Strukturen, die zum Teil dicht an der Sichtbarkeitsgrenze liegen, ein gewisser subjektiver Anteil an der Deutung nicht ganz beseitigen lassen, ich hoffe aber, daß ein Nachuntersucher bei eingehendem Studium im wesentlichen zu den gleichen Resultaten kommt wie ich.

1. Allgemeines über die Nesselkapseln der Hydren.

Alle *Hydra*-Arten besitzen vier verschiedene Arten von Nesselkapseln oder Kniden[1]), von denen zwei als Waffen dienen (Hoplokniden) und zwei soweit wir wissen, als Hilfsapparate für die Fortbewegung in Betracht kommen (Herpetokniden). Die ersteren zerfallen ihrer speziellen Funktion nach in Penetranten und Volventen, während die letzteren als Glutinanten bezeichnet werden (P. SCHULZE a. S. 36). Die »großen birnenförmigen« Kapseln nach ihrer Aufgabe, Durchschlagen glatter Chitinflächen, Penetranten oder Durchschlagkapseln, nach einem kennzeichnenden anatomischen Merkmal, dem Vorhandensein dreier Stilette, Stilettkapseln genannt, sollen später eingehend behandelt werden. Im Gegensatz zu diesen Kniden, bei denen sich die eigentliche Kapsel nicht direkt in den Faden fortsetzt, sondern zunächst in besonders differenzierte Teile — Hals- und Dornenstück — übergeht, sind die folgenden Kapseln viel einfacher gebaut, bei ihnen ist der Faden im wesentlichen eine unmittelbare Fortsetzung der Kapselwand.

Die Volventen oder Wickelkapseln (»die kleinen birnenförmigen Kapseln« der Autoren) sind rundliche Kapseln mit einer leichten einseitigen Eindellung am apikalen Pol. Fig. 1 *A*. In der Ruhelage liegt der Faden in einer einfachen Schlinge von der Form eines deutschen S; bei

[1]) Die Bezeichnung κνίδη = Nessel findet sich schon bei ARISTOTELES im übertragenen Sinne für Aktinien. (Naturgesch. V, 14, 1 und IX, 25, 4.)

der Explosion wickelt er sich spiralig um Borsten und Vorsprünge von Beutetieren. Die Volventen sind bei allen *Hydra*-Arten und *Cordylophora* von gleichem Bau. Die »große und die kleine zylindrische« Kapsel der früheren *Hydra*-Bearbeiter dienen wie TOPPE (b, S. 805) nachwies, zum Anheften der Tentakel und der Mundscheibe beim Kriechen an glatten Flächen, man nennt sie deshalb besser nach ihrer Funktion Glutinanten oder Haftkapseln. Allgemein als zylindrische können sie deshalb nicht bezeichnet werden, weil es *Hydra*-Arten mit ei- oder birnenförmigen Glutinanten gibt (*H. circumcincta*, *stellata*, *Pelmatohydra braueri*); auch die Einteilung in eine große und eine kleine Glutinante ist besser fallen zu lassen, weil sich eine solche nicht immer klar durchführen läßt. Sehr charakteristisch ist dagegen das Aussehen der beiden Knidenarten nach der Entladung. Bei der einen, der gewöhnlich größeren, ist der Faden oft dünner[1]) und vor allem mehr oder weniger gewunden, bei der andern dagegen steht der verhältnismäßig dicke Faden bei ungehindertem Ausschnellen ziemlich gerade von der Kapsel ab. Ich habe daher für diese beiden Kategorien die Namen streptoline und stereoline Glutinante oder kurz Streptoline und Stereoline vorgeschlagen[2]). Das unterschiedliche Verhalten des ausgestoßenen Fadens beruht wahrscheinlich auf einer verschiedenen Querschnittform desselben, die bei der Streptoline nicht kreisrund, sondern elliptisch oder abgeplattet sein dürfte. Welche besondere Funktion der einen und der andern Glutinante zukommt, ist noch unbekannt. Während sich die Streptoline etwa bei Zusatz von Magentarot sehr leicht entlädt, ist dies mit der Stereolinen weit seltener der Fall, während merkwürdiger Weise TOPPE (a, S. 223) von ihrer außerordentlich leichten Entladung spricht. Man bekommt sie im explodierten Zustande am leichtesten zu Gesicht, wenn man eine *Hydra* unter gut gestütztem Deckglas beobachtet. Die Tiere versuchen sich mit Hilfe der Tentakel aus dem Gefängnis zu befreien und drücken dabei gegen Deckglas und Objektträger und bringen so die Stereolinen zur Entladung, deren Faden fest mit der Unterlage verklebt. Hierdurch wird ein weiteres interessantes Phänomen hervorgerufen, das schon TOPPE (b, S. 805) abbildet. Die Kapseln werden nämlich von ihren Knidoblasten so festgehalten wie keine andere Kapselart. Infolgedessen wird dieser oft ein größeres Stück herausgezogen, als die Breite des ganzen Tentakels beträgt. In der Ruhe ist der Faden bei der Streptolinen je nach der Spezies verschieden ge-

---

[1]) Bei *Hydra attenuata* ist der Durchmesser des vollausgestülpten Fadens bei beiden Glutinanten so gut wie gleich.

[2]) Bei den Glutinantenabbildungen Fig. 2 und 3 meiner Arbeit 1917 S. 36 sind die Unterschriften durch ein Versehen vertauscht.

wunden. Bei einem Teil verläuft er in wenigstens einigen Schlingen genau oder annähernd parallel der Querrichtung der Knide und legt sich dann gegen den Kapselboden hin in Schleifen, die mehr oder weniger senkrecht zu den Anfangswindungen stehen; im Bereiche der Querwindungen ist der Faden dicker und stärker lichtbrechend als im übrigen Verlauf, er ist dort anscheinend schon in der Ruheknide gequollen. Bei der entladenen Knide macht sich im unteren Teile keine Verdickung mehr bemerkbar. Bei andern Glutinanten nehmen die Schlingen sofort einen Verlauf in der Längsrichtung der Kapsel oder liegen wenig geneigt dazu. *Hydra attenuata* gehört in die Gruppe mit »quergewundenen« Faden.

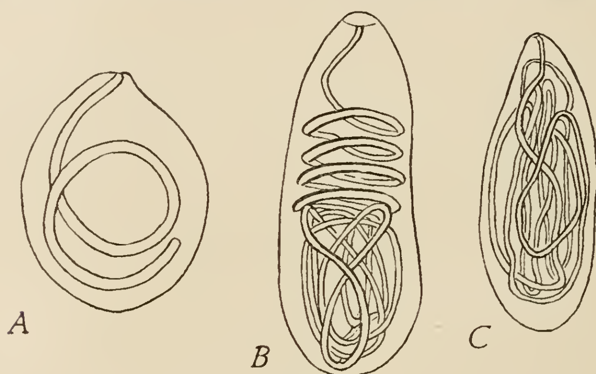


Fig. 1.
Nesselkapseln von *Hydra attenuata Pallas*. *A* Volvente, *B* streptoline Glutinante, *C* stereoline Glutinante. 3400 : 1.

Bei der Stereolinen ist der Faden in der Ruhe bei allen bekannten *Hydra*-Arten längsgewunden (Fig. 1 *C*).

Die Streptolinen sind von größter Bedeutung für die Bestimmung der Hydren. Ich möchte wegen der Wichtigkeit der Abgrenzung der gonochoristischen *H. attenuata* von der ihr sehr ähnlichen hermaphroditen *H. vulgaris Pall.* für experimentelle Arbeiten auf ein sicheres Unterscheidungsmerkmal auch der Tiere hinweisen, die keine Geschlechtsorgane haben. Die streptoline Glutinante von *attenuata* weist konstant vier, seltener mehr, parallele sehr regelmäßige stark lichtbrechende Querschlingen auf (Fig. 1 *B*), während bei *vulgaris* in der etwas kleineren und anders geformten Streptolinen diese Schlingen weniger lichtbrechend, weit unregelmäßiger schräger liegend, und bei den einzelnen Kapseln unter sich nicht übereinstimmend sind. Die Anfangsschlingen kann man bei *attenuata* etwa mit einer intakten Spiralfeder — man sieht diese Bildung schon deutlich bei schwächeren Vergrößerungen — vergleichen, während sie bei *vulgaris* einer mehr oder weniger unregelmäßig in die

Länge gezogenen ähnlich sind. Seltener liegen diese Schlingen regelmäßiger (Fig. 2), dann zählt man nur drei gegen vier bei *attenuata*. Ich habe dieses Merkmal jetzt an zahlreichen Tieren verschiedener Herkunft nachgeprüft und immer gefunden, daß diese Polypen an einem Tier Hoden und Eier mit langen, schlanken Embryothekschalen bildeten, im Gegensatz zu Tieren mit der Vierschlingenstreptolinen, die sich als getrennt geschlechtlich erwiesen und eine Embryothek mit breiten kürzeren Fortsätzen bildeten. Die Form der Embryothek ist bei *vulgaris* nicht ganz konstant, es kommen Stücke vor, welche sich in diesem Merkmal der *attenuata* sehr nähern. Auf solche bezieht sich meine Bemerkung über angebliche zwittrige *attenuata* (c, S. 215). Das Unterscheidungsmerkmal in den Glutinanten war mir damals entgangen (siehe auch meine Arbeit d).

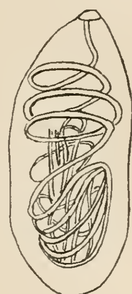


Fig. 2.
Streptoline Glutinante von *Hydra vulgaris Pallas.*

Die Glutinanten können als Herpetokniden natürlich nur bei kriechenden Arten funktionieren. In ausgeprägtester Weise finden wir sie u. a. bei *Polypodium hydriforme Uss.* »Wenn man aus einem Aquarium mit Sandboden, in dem sich Polypen befinden, etwas Sand mit der Pipette nimmt und unter dem Mikroskop betrachtet, kann man oft Tausende entladener großer Kapseln bemerken, deren Fäden endlos ineinander geflochten sich gegenseitig und hauptsächlich die Sandkörnchen und andere Bodenteile umspinnen«. (Lipin S. 346.) Nun kommen aber Kniden, die den Hydrenglutinanten homolog sind, auch bei zahlreichen festsitzenden marinen Hydroiden und bei Medusen vor. Hier haben sie dann offenbar eine andere Funktion, und zwar die des Festhaltens von Beutetieren. Die *Ephyra* von *Cyanea* z. B. besitzt neben der erwähnten Penetranten eine kleinere birnenförmige Kapsel ohne Stilett, die nach der Fadenaufwindung in der Ruhe — hier lauter parallele Querwindungen, von denen die erste von den übrigen etwas abgesetzt ist — und wellige Biegung des ausgestülpten Fadens Ähnlichkeit mit der streptolinen Glutinante von *Hydra circumcincta* P. Sch. hat.

Am Körperstamm treten die Nesselkapseln nur vereinzelt auf, in großer Zahl finden wir sie dagegen in den Tentakeln, und hier besonders im distalen Teile in Haufen liegen, den sogenannten Batterien, die bei *Hydra* heteromer, d. h. aus verschiedenen Knidensorten zusammengesetzt sind. Bei andern Formen haben wir ein viel primitiveres Verhalten der Nesselkapselverteilung. Ich will als Beispiel *Skyphostoma* und *Ephyra* von *Cyanea* anführen. Beide besitzen zwei übereinstimmende Arten von Kniden, Penetrante und streptoline Glutinante. Am Polypen ist

nun bemerkenswerterweise das Bild der Kapselverteilung vollkommen das gleiche von der Spitze der Tentakel bis zur Fußscheibe: in gewissen Abständen steht immer eine Penetrante, umgeben von einigen Glutinanten. Bei der *Ephyra* sind im ganzen weniger Kapseln vorhanden, die aber hier schon eine gewisse Lokalisierung erfahren haben. Während die Glutinanten über Scheibe und Mundstiel verteilt sind, bevorzugen die Penetranten die Randlappen. In den Gastraltentakeln kommt es sogar zu einer Bildung von Kapselbatterien an den Spitzen, die aber insofern primitiv sind, als sie nur aus einer Knidenart zusammengesetzt sind — homomer —, sie enthalten etwa 12 Penetranten. In den heteromeren *Hydra*-Batterien nehmen zahlenmäßig die Volventen die erste Stelle ein, während die Penetranten am wenigsten zahlreich sind[1]). Für *H. attenuata* kommen auf eine Batterie an der Tentakelspitze etwa zwei Volventen, zwei stereoline, eine streptoline Glutinante und eine Penetrante; in andern Fällen finden sich deren zwei, von denen dann die eine gewöhnlich beträchtlich größer ist als die andre. An der Tentakelbasis ändert sich das Bild sehr; man trifft dort z. B. auf etwa fünf Volventen, zwei Streptoline, eine Stereoline und eine Penetrante. Im übrigen schwankt die Anzahl der Kapseln sehr beträchtlich. Gelegentlich trifft man auf Tiere, bei denen die eine Kapselart ganz oder fast ganz verschwunden ist. Ich sah Stücke von *attenuata*, die in einem Tentakel nicht zehn Penetranten besaßen, und hier und bei andern Arten Tiere, denen die Volventen vollkommen fehlten (c, S. 217).

Mit dem normalen Verbrauch der Kapseln hängt diese Erscheinung sicher nicht zusammen, vielleicht ist sie die Folge sehr einseitiger Nahrung. Es wäre aber auch möglich, daß aus irgendeinem Grunde eine Erschöpfung der interstitiellen Zellen eingetreten wäre, wie sie Hadzi (b) bei *Tubularia* nach mehrmaligem Abschneiden neugebildeter Hydranthen beobachtete,

---

[1]) Eine Ausnahme von dieser Regel scheint unter den *Hydra*-Arten die seltene *oxycnida* P. Sch. zu machen. Die von mir 1917 (S. 83) beobachteten Exemplare besaßen überhaupt keine Volventen, während neuerdings Boecker (S. 99) *oxycnida* fand, bei denen auf eine Penetrante im Mittel nur 0,6 Volventen kamen. Die Spezies ist wahrscheinlich auf ganz bestimmte Nahrungstiere angepaßt; weder mir noch Boecker gelang die Zucht. Da nach Hadzi (a, S. 40) die Größe der Tiere bei ein und derselben Art proportional der Größe der gereichten Nahrung ist, so ist diese größte Spezies von *Hydra* vielleicht an die regelmäßige Aufnahme großer Nahrungstiere angepaßt, die nach dem Überwiegen der Penetranten zu schließen eine glatte Oberfläche besitzen müßten. In der Gattung *Pelmatohydra* ist bei *oligactis Pallas*, die eine sehr geringe Gesamtknidenzahl besitzt, das Verhältnis von Penetrante zu Volventen oft wenig unter 1 : 1 oder erreicht diesen Wert. Dringend notwendig sind Untersuchungen über die natürliche Nahrung unsrer Hydren und deren Beziehung zu den Nesselkapseln.

wo das Gewebe offenbar wegen forzierter Polypenbildung keine Zeit und kein Material hatte, die Verluste an Nesselzellen zu decken (b, S. 8). Aber auch in solchem Falle wäre zu erklären, warum gerade nur bestimmte Nesselkapselbildner außer Tätigkeit gesetzt werden. Eine experimentelle Untersuchung dieser interessanten Verhältnisse sollte sich auf jeden Fall lohnen.

Bekanntlich bilden sich die Tentakelkapseln nicht an den Stellen ihres Verbrauchs, sondern wandern in ihren aus interstitiellen Zellen des Körperstammes entstandenen Knidoblasten dorthin. Nach JAKOBSOHN (S. 128) sollen die Mutterzellen nach Durchbohrung der Stützlamelle und nach Passieren des Entoderms in den Gastralraum gelangen und von hier durch den Flüssigkeitsstrom in die Tentakel geführt werden, wo sie auf umgekehrtem Wege an ihren definitiven Platz gelangen sollten. Nach EWALD (S. 331) dagegen geht die Wanderung ausschließlich im Ektoderm vor sich. Nach meinen Beobachtungen erfolgt sie genau so, wie es HADZI (b, S. 3) für *Tubularia* und BRÜCKNER (S. 471) für *Gemmaria* beschrieben haben. Während bei der Mehrzahl der von HADZI untersuchten Formen die Fortbewegung der Knidoblasten rein intraektodermal erfolgt, ist eine solche bei den erwähnten Gattungen unmöglich, da das distale Körperektoderm keine Lücken mehr aufweist. Infolgedessen gehen die Nesselbildner jetzt durch Stützlamelle und Entoderm in das Körperlumen, werden teils amöboid mit der Zellenbasis voran wandernd, teils von der Leibeshöhlenflüssigkeit getrieben, bis zum Verbrauchsort gebracht, und dringen nun in umgekehrter Reihenfolge durch Entoderm und Stützlamelle in Ektodermzellen ein; das basale Ende des Knidoblasten befestigt sich an der Stützlamelle, die Zelle streckt sich mit der eingeschlossenen nun reifen Kapsel, entwickelt Knidozil und Nebenapparate und ist gebrauchsfertig. Genau so spielt sich der Vorgang bei *Hydra* ab. An der Proboscis hören die »Stelzenzellen« des Ektoderms, welche bisher ein relativ leichtes Wandern ermöglichten, auf. Die Knidoblasten bahnen sich daher den Weg in das Körperlumen, gelangen in die Tentakel und dringen hier wie oben beschrieben in das Ektoderm ein. Gegen Verdauung sind die Wanderstadien geschützt durch ein Antiferment, das nach HAASE (S. 440) die Gewebe der Hydren gegen Verdauung durch die Fermente der eigenen Art schützt. Bei den im Körperstamm aufgestellten Kniden ist natürlich im allgemeinen nur ein geringes Aufwärtsrücken aus der basiepithelialen Lage in die Deckmuskelzellen hinein nötig.

Die Natur des »Verbrauchsreizes«, der diese Bewegungen leitet, ist noch ganz rätselhaft; besonders schwer ist seine Wirkung auf die im Gastralraume wandernden Knidoblasten zu verstehen. Daß seine Leitung



Fig. 3. Kittleisten der Ektodermzellen und Knidoblasten durch Silbernitrat dargestellt. *T* auf einem Tentakel, *M* auf der Mundscheibe, *K* am Körperstamm[1]).

nicht unfehlbar ist, zeigt das Vorkommen von Kniden in den Drüsenzellen der Fußscheibe von *Hydra attenuata*. Ich beobachtete dort Penetranten und Streptolinen. Die Durchschlagskapseln steckten in den beobachteten Fällen aber immer in der Mitte der Zelle und hatten die Oberfläche nicht erreicht. Bemerkenswert ist aber immerhin, daß die Aufstellung der Kapseln in den *attenuata*-Tentakeln so reguliert ist, daß, wenn in einer Zelle nicht eine, sondern zwei Penetranten vorkommen, die eine fast immer beträchtlich kleiner ist.

Während nun allgemein angenommen wurde, daß die Knidenmutterzellen in die Ektodermzellen eindringen, behauptete Jakobsohn (S. 129), daß sie sich zwischen sie einkeilten. Behandelt man eine *Hydra* nach der bekannten Kittleistenmethode mit 0,5%igem Silbernitrat bei gleichzeitiger Belichtung, so zeigen sich die durch das ausgefallene metallische Silber geschwärzten Zellgrenzen mit aller Deutlichkeit. Solche Leisten — wenn auch schwächer — besitzen aber auch die Knidoblasten. Die Präparate lehren nun, daß **auf den Tentakeln** die Nesselzellen **inmitten** des Ektoderms liegen (Fig. 3 *T*). Die Glutinanten der Mundscheibe liegen ebenfalls in den Epithelzellen, aber an den Zell-

---

[1]) Diese und alle folgenden Figuren beziehen sich auf *Hydra attenuata*.

grenzen (Fig. 3 *M*), und im Mauerblatt stecken die Kapselbildner zum größten Teile zwischen den Ektodermzellen (Fig. 3 *K*).

Die kompliziertesten Kapseln der Süßwasserpolypen sind die Penetranten oder Stilettkapseln, mit denen wir uns jetzt eingehend beschäftigen wollen. Trotz sorgfältiger Untersuchung seitens verschiedener Forscher sind wir keineswegs genügend über ihren feineren Bau und die Ursachen für ihre Entladung unterrichtet. Dies wird sofort deutlich, wenn man bei günstiger Belichtung eine ganze Anzahl von Strukturen erkennt, über die in der Literatur keine Angaben vorliegen.

2. Technik der Untersuchung.

Die Grundlagen für jedes Nesselkapselstudium muß unbedingt die Beobachtung lebender oder überlebender Tentakel sein. Mit Sublimatalkohol und mit Weigertschem oder Heidenhainschem Hämatoxylin gefärbtes Material ist zwar zur Kontrolle gewonnener Resultate recht wertvoll, es wird aber wohl kaum jemandem einen klaren Einblick in die bei der Fixierung mehr oder weniger verloren gehenden komplizierten Strukturen ermöglichen. Sehr brauchbare Resultate liefert bei *Hydra* auch die einfache Stückfärbung mit Boraxkarmin-Chromhämatoxylin nach Heidenhain-Schuberg (S. 381): Vorfärben in Boraxkarmin, Wasser, $^1/_2$% Hämatoxylin etwa 12 Stunden, ohne Auswaschen in $^1/_2$% Kaliumchromat etwa 12 Stunden, bei Niederschlägen Lösung erneuern, Einbetten, Schneiden.

Empfehlenswert ist nach den Resultaten Wills (b, S. 4) die von ihm empfohlenen Mazerationsmethode, wenn ich damit auch keine so guten Resultate erzielte wie er: Fixieren mit einer Mischung von Sublimat und 1% Osminiumsäure 10—15 mm, auswaschen, nachbehandeln mit rohem Holzessig, mazerieren in physiologischer Kochsalzlösung mit 1—2 $^0/_{00}$ Formalin und Untersuchung in dieser Flüssigkeit. Ich wandte eine andere Mazerationsmethode an, die für das Studium der Explosionsvorgänge von größter Wichtigkeit ist: Ferrozyankaliumlösung, die durch Stehenlassen zersetzt ist und eine bräunliche Färbung angenommen hat. In diese Flüssigkeit werden die lebenden Hydren etwa $^1/_4$ Stunde gebracht und nach Auswaschen in Glyzerin oder Glyzeringelatine untersucht.

Hauptsächlich kommen aber für das Knidenstadium die folgenden Methoden in Betracht: Man bringt einen Polypen mit einem Tropfen Wasser auf den Objektträger, legt vorsichtig das, je nachdem gestützte oder ungestützte Deckglas auf und beobachtet bei starker künstlicher Lichtquelle mit 2 mm Apochromat und Kompensationsokular 6. Recht gute Dienste leistet oft der Zusatz eines Tropfens gewöhnlichen Küchen-

essigs. Ein ganz ausgezeichnetes Hilfsmittel aber für die Untersuchung ist das Zusetzen eines Tropfens folgender Mischung zu dem Wassertropfen: Magentarot 1 g, 96% Alkohol 30 ccm, Aqua dest. 100 ccm. Während sich das Kapselsekret im Durchschnitt schwach rosa färbt, nehmen die

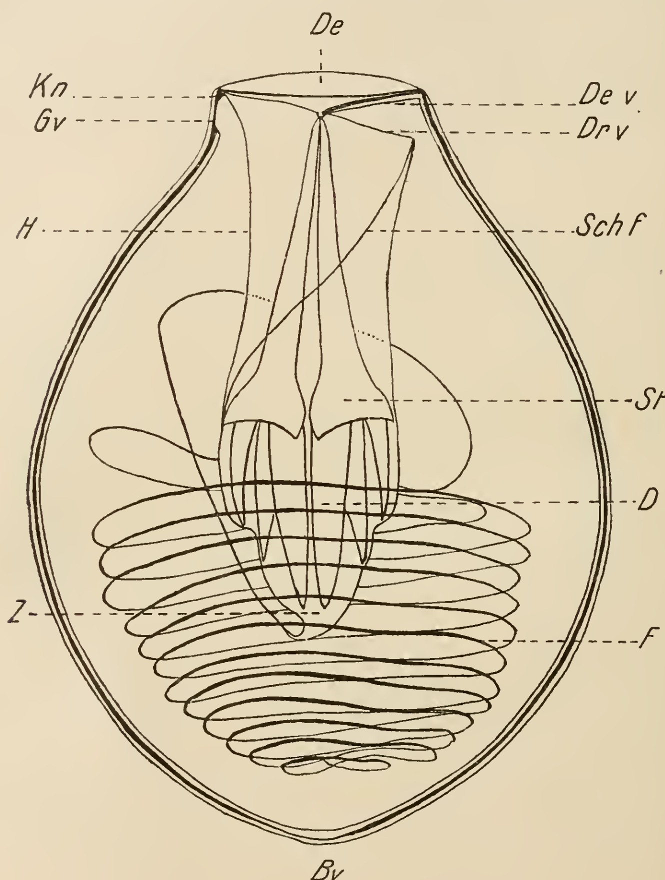


Fig. 4*a*.

Penetrante in Ruhe. *H* das eingestülpte Halsstück, *St* Stilette, *D* Dornenstück, *Z* Zwischenstück, *F* Faden, *De* Deckel, *Kn* knopfartige Verdickung der Mittelwand, *Gv* gürtelförmige Verdünnung der Mittelwand, *Dev* Deckelvorsprung, *Drv* Dreiecksvorsprung, *Schf* schraubige Falte des Halsstückes, *Bv* basale Verdünnung der Mittelwand. 3400 : 1.

eingestülpten Kapselteile eine tiefdunkle Färbung an, so daß z. B. jede einzelne Fadenwindung zu verfolgen ist. Ein großer Vorteil dieser Methode ist die sehr verschiedene Wirkung des Magentarots auf die einzelnen Kapseln. Man findet beim Durchmustern eines solchen Präparates ganz helle und in allen möglichen Schattierungen rote Färbungen, so daß man sich für jede Feinheit der Knide das entsprechend günstigste Bild aus-

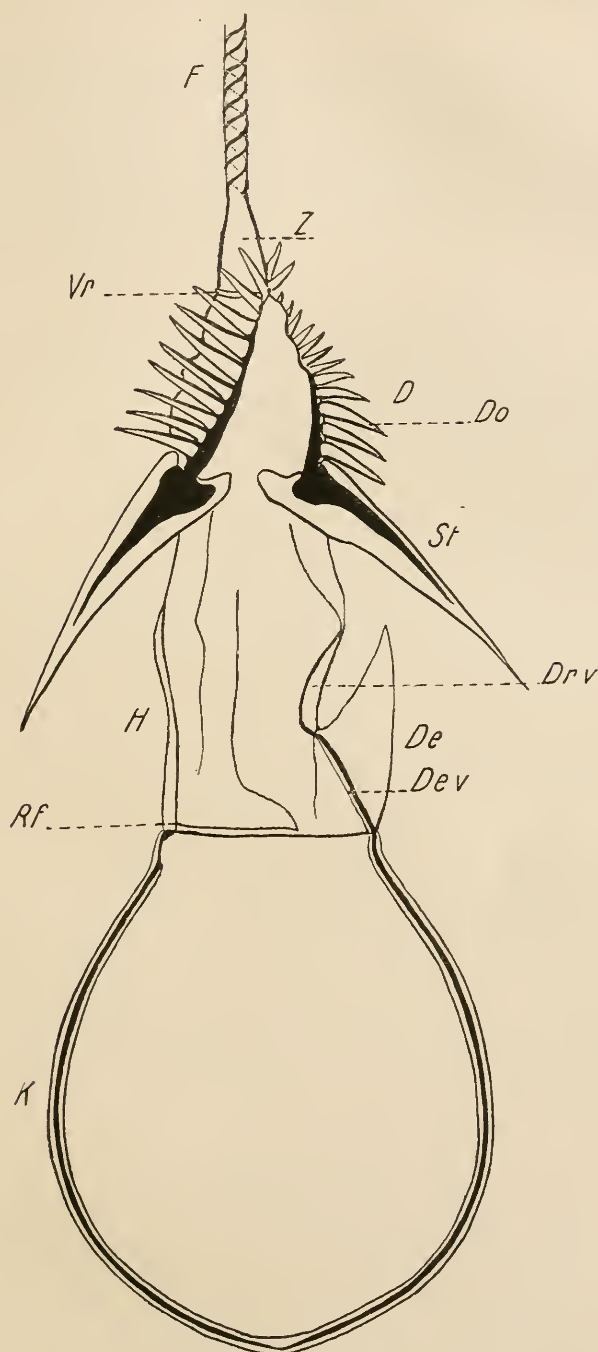


Fig. 4*b*.
Entladene Penetrante. *Rf* Ringfalte des Halsstückes, *Do* Dornen, *Vr* verdickter Ring zwischen Dornen und Zwischenstück. Übrige Bezeichnungen wie in Fig. 4*a*. 3400 : 1.

suchen kann. Oft ist auch das Knidozil deutlich rot gefärbt. Diese Methode ist hier weit leistungsfähiger als Färbungen mit Methylenblau 1:500 oder 1% Säurefuchsin, wie sie WILL empfiehlt. Die maximale Wirkung tritt gewöhnlich erst nach etwa 10 Minuten ein.

Zeigt das Wasser, aus dem die Hydren entnommen sind, eine Bakterienkahmhaut auf der Oberfläche, so spült man die Tiere erst in klarem Wasser ab, da sich sonst die Spaltpilze intensiv mitfärben und das Bild verderben.

Will man ungefärbte Kapseln untersuchen, so ist wegen der stärkeren Lichtbrechung weit besser als Wasser Karbolglyzerin (Glyzerin 200 g, Wasser 200 g, kristall. Karbolsäure 1 g). Die Methode hat den großen Vorteil, daß ein günstiges Präparat durch Anbringung eines Lackringes oder durch Überführung in Glyzeringelatine zu einem Dauerpräparat gemacht werden kann. So erwünscht die verschiedene Lichtbrechung der einzelnen Kapselteile in vieler Hinsicht ist, so störend tritt sie oft in andrer in Erscheinung. Die stark lichtbrechenden Teile, auch die in der Knide tiefer liegenden, beherrschen das Bild gegenüber den weniger brechenden so sehr, daß es besonders im Anfang bisweilen schwierig ist, sich eine richtige Vorstellung von der Lage der einzelnen Teile zu machen. Oft hilft hier ein einfacher Kunstgriff: Das Abschrauben der Kollektorlinse eines HUYGENSschen Okulars etwa Zeiß 4. Das Bild der ungefärbten Nesselkapsel wird dadurch keineswegs unbrauchbar, es erscheint beträchtlich größer, und das Lichtbrechungsvermögen ist herabgesetzt.

Für das Studium des Kapselsekretes ist eine konzentrierte wässerige Lösung von EHRLICHschem Neutralrot und eine Mischung von Neutralrot und Karbolglyzerin 1 : 1 unumgänglich notwendig. Eine Färbung der inneren Kapselteile wie beim Magentarot erfolgt hier nicht. Zur Untersuchung des Knidozilapparates bringe man die Hydren in 1%ige Überosmiumsäure, wasche gut aus, färbe kurz mit wässrigem Saffranin und schließe in Karbolglyzerin ein. Einige für ganz spezielle Zwecke angewandte Methoden werden an geeigneten Stellen des Textes erwähnt werden.

3. Die Penetranten.

Über den allgemeinen Bau einer Penetrante orientieren wir uns am besten an einer entladenen Knide (Fig. 4b). Wir unterscheiden an ihr zunächst die eigentliche Kapsel (*K*) an der noch der in der Ruhe die Kapsel verschließende und jetzt abgeklappte Deckel (*De*) sitzt. Sie setzt sich in das schlankzylindrische »Halsstück« fort, das an seinem distalen Ende drei abstehende große Stilette (*St*) trägt, von denen meist

nur zwei sichtbar sind. Auf das Halsstück folgt das gedrungen kegelförmige »Dornenstück«, ausgezeichnet durch etwa 36 Dornen (*Do*), die zu je 12 etwa in einer linksgewundenen Schraubenlinie von jeder Stilettbasis zum Grunde des sich anschließenden glatten »konischen Zwischenstückes« (*Z*) ziehen; dieses setzt sich dann in den langen »Nesselfaden« fort (*F*).

a) Die ruhende Penetrante (Fig. 4a).

Die Penetrante von *H. attenuata* besitzt die typische gedrungene Birnenform dieser Knidenart. Ihre Größe ist bei ein und demselben Tier sehr großen Schwankungen unterworfen. Die größten sind fast doppelt so groß wie die kleinsten. Ich fand als Maße 23 × 18,4; 22,4 × 17,8; 19,5 × 16,1; 18,4 × 14,95; 14,37 × 11,5 μ usw. Die Kapsel ist nicht radiär symmetrisch gebaut, sondern fast bilateral-symmetrisch. Wir können an ihr eine linke und rechte, eine vordere und hintere Seite festlegen. Auf der linken Seite macht sich im optischen Schnitt am Apex eine etwas stärkere Einbuchtung der Kapselwand bemerkbar als auf der rechten, auf der dagegen eine auffallende Differenzierung des eingestülpten Halsstückes sichtbar ist.

Über den Baustoff der Kapsel äußert sich Ewald (S. 307) folgendermaßen: »Das Material, aus dem die Kapsel besteht, halte ich für eine eiweißartige Substanz, ein sogenanntes Albuminoid, nicht für Chitin, denn die typischen Chitinreaktionen erhält man nicht. Die Kapseln werden durch Kochen mit Kalilauge aufgelöst. Dagegen vertragen die Kapseln Verdauen mit Trypsin oder Behandeln mit 35% kalter Natronlauge recht gut. Auch konz. Schwefelsäure greift sie nur langsam an. Im Fluorenszenzmikroskop fluoresziert die Kapselwand violett bis blau (v. Prowazek, S. 376).

Die Wand der Kapsel erscheint dreischichtig, wie schon Will (S. 33) erkannt hat. Dieses Auftreten dreier Schichten in der Wand beruht nicht auf Beugungserscheinungen wie Ewald (S. 329) und ich (a. S. 37) früher annahmen, sondern entspricht dem Vorhandensein dreier getrennter Membranen, die wir noch deutlicher an der entladenen Kapsel erkennen werden. Von diesen Schichten ist die mittelste die dickste und fällt durch starke Lichtbrechung auf, während die beiden anderen sehr fein und nur schwer zu erkennen sind, die äußere (Externa) und die innere (Interna) sind in der Hauptsache auf die eigentliche Kapsel beschränkt, während sich die mittlere (Propria) direkt in die eingestülpten Kapselteile fortsetzt (Fig. 4).

Am Boden der Kapsel ist die Mittelwand verdünnt (Fig. 4a *Bv*), eine weitere auffallendere Verdünnung erfährt sie in einem gürtelförmigen Streifen um den Scheitel der Knide herum (*Gv*). Gegen die Kapselöffnung hin verstärkt sich die Propria wieder etwas, so daß sie eine Art Abschlußring bildet. Auf der linken Seite ist die Verdickung besonders deutlich; es entsteht hier ein spitz vorspringender knopfartiger Fortsatz (*Kn*).

Die Kapselwand ist für das umgebende Wasser und ebenso für das Kapselsekret undurchlässig. Unter dem Einfluß gewisser Chemikalien, etwa Magenta- oder Neutralrot oder 10%ige Kupfersulfatlösung usw. färbt sich aber das in der Kapsel enthaltene Sekret. Es ist hier offenbar eine strukturelle Veränderung mit der Wand vor sich gegangen, die das Eintreten dieser Flüssigkeiten und zwar wahrscheinlich durch die eben erwähnte dünne Stelle ermöglichte.

Während nun im optischen Schnitt auf der linken Seite (und ebenso auf dem größten Teile des Kapselumfanges) das eingeschlagene Halsstück von der verdickten Leiste direkt nach unten zieht, zeigt dieser Kapselteil auf der rechten Seite ein ganz andres Verhalten. Hier ist die gürtelförmige Verdünnung der Propria dadurch unterbrochen, daß die Mittelwand in einem Streifen unverdünnt durch sie hindurchzieht. Am Apex der Kapsel springt von diesem Streifen aus die Propria in einem im Umriß etwa elliptischen zungenartigen Fortsatz, wenig zur Querachse der Kapsel nach unten geneigt, scharf bis zur Spitze der Stilette vor. Ich will ihn aus später zu besprechenden Gründen den Deckelvorsprung des Halsteiles nennen. Nur die seitlichen Begrenzungen dieses Vorsprunges sind verdickt und stark lichtbrechend; diese fallen infolgedessen bei Betrachtung der Knide von vorn als scharfer Strich unter dem Deckel sofort in die Augen (*Dev*). Durch diese Bildung erhält das Halsstück eine scharf winklige Eindellung von außen nach innen, dessen untere Begrenzung ganz ähnlich beschaffen ist, wie die obere. Die Seitenränder, die nicht so stark lichtbrechend sind wie bei der ersteren, konvergieren aber etwas mehr gegen die Spitze hin, dadurch erscheint dieser Vorsprung mehr spitz dreieckig. In Seitenansicht springt er scharf nach rechts außen und etwas nach vorn vor. Der Kürze halber will ich ihn den Dreiecksvorsprung nennen (*Drv*). Erst von der erwähnten Spitze aus fällt das Halsstück senkrecht zur Stilettbasis herab, gleichzeitig läuft aber von ihr aus eine stark ausgeprägte Falte vorn und hinten in einer flachen Schraubenlinie quer über das Halsstück hinweg zur äußeren basalen Ecke der gegenüberliegenden Stilette *A* und *C* (*Schf*). Bei Betrachtung des Halsteiles von hinten findet sich regelmäßig eine sehr charakteristische hakenförmige Falte in ihm auf der linken (im Bilde rechten) Seite, siehe

Fig. 5. Wir haben bisher noch nichts Genaueres über den Verlauf der Interna gehört, sie endet an der Basis des verdünnten Gürtels, folgt aber den oberen ellipsoiden Vorsprüngen, um anscheinend beim Übergang in die Dreiecksfalten aufzuhören (Fig. 4).

Im Innern des Halsstückes von seinem Grunde ausgehend stehen die drei nach oben zusammengelegten S t i l e t t e; sie sind dolchartig, ihre Basis in zwei Öhrchen ausgezogen (Fig. 4 *St*). Sie liegen nicht, wie man erwarten sollte, in regelmäßiger Anordnung um den kreisförmigen Halsteilgrund, ein Verhalten, das am klarsten bei der entladenen Knide zu erkennen ist. In der ruhenden Kapsel liegen zwei Stilette vorn, die ich als *A* und *B* bezeichnen will, an der Basis klaffend und sich nur mit den Spitzen berührend, der dritte Dolch *C* links ohne größeren Zwischenraum anschließend neben und hinter *A*. Von rechts hinten gesehen, blicken wir auf einen großen Hohlraum, in dessen Hintergrund sich *A*, links davon *B* und rechts davon *C* befindet (Fig. 5).

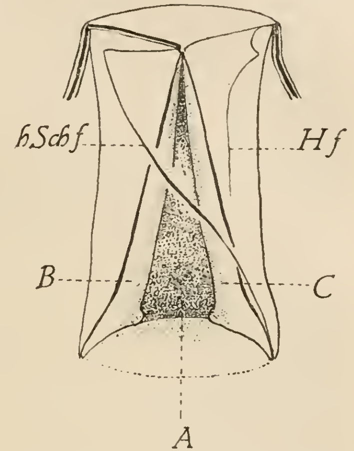
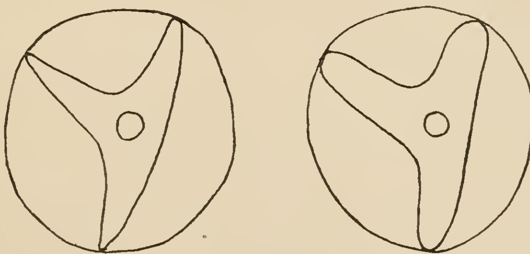


Fig. 5.
Halsstück von rechts hinten, *h Schf* hintere schraubige Falte, *Hf* hakenförmige Falte, *A*, *B*, *C* die Stilette *A*, *B*, *C*.

Neuerdings wird von Toppe (a, S. 233, Taf. XV Fig. 56a) und Ewald (S. 310, Taf. I Fig. 4) angegeben, daß das Halsstück in der Ruhekapsel


Fig. 6.
Zusammengefallenes Halsstück von Penetranten aus einem Silberpräparat.

nicht zylindrisch, sondern kollabiert sei, so daß es im Schnitt etwa Y-förmig aussehe. Diese Erscheinung ist aber ein reines Kunstprodukt der Konservierung, bei der dieser Teil der Kapsel in die Lücken zwischen den hoch gebogenen Stiletten einsinkt (Fig. 6). In der lebendfrischen Kapsel zeigt das Halsstück zwar eine Anzahl Längsfalten, auch ist es, wie schon

von verschiedenen Seiten hervorgehoben wurde, nicht mit Sekret gefüllt: sein Querschnitt ist aber abgesehen von den Faltenbildungen des obersten Teiles wenig unregelmäßig kreisförmig, wie dies auch Jakobsohn (Taf. II) richtig abbildet. Er ist offenbar durch die Befestigung am Deckel und an der relativ stabilen Stilettbasis fest eingespannt. Ob der Halsteil als Ganzes spiralig gedreht ist wie Toppe (a, S. 233) will, oder ob das entsprechende Bild beim Spielen der Mikrometerschraube hauptsächlich auf dem Vorhandensein der von dem Dreiecksvorsprung abgehenden Schraubenlinie beruhte, habe ich nicht sicher feststellen können. Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich.

Von der Stilettbasis an geht der Halsteil in das Dornenstück über, das etwa kegelförmig ist und zwei seitliche Einbuchtungen aufweist (Fig. 4a *D*). In ihm müssen die 30—40 Dornen liegen, die bei der explodierten Kapsel in drei Reihen (*a*, *b*, *c*) von der Basis der Stilette (*A*, *B*, *C*) über diesen Kapselteil hinziehen. Die große Frage ist nur: wie liegen sie? Nach Ewald sollen sie zu je drei analog den Stiletten zusammengelegt, nach oben geschlagen sein (s. seine Fig. 2 auf Taf. I). Im Dornenstück sieht man eigentümliche Spitzen von der Stilettbasis nach unten gehen; zwei lange breite vorn in der Mitte, hinter ihnen auf der Rückseite zwei kürzere schmälere und endlich außen von diesen zwei noch schmälere und kürzere, die aber stärker lichtbrechend als die übrigen sind. Diese Spitzen sind nun allgemein als die zusammengelegten Dornen angesehen worden. Ich habe mir lange den Kopf zerbrochen und mir an Papier- und Stoffmodellen Klarheit zu verschaffen gesucht, in welcher Weise wohl die Dornen zusammengelegt sein müssen, um die besprochenen Bildungen zu ergeben. Ich konnte aber zu keinem sicheren Resultat gelangen. Unter Berücksichtigung der Lage und Größenverhältnisse der Spitzen erklärte ich mir schließlich die merkwürdigen Bilder so, daß die Dornenreihen *a* und *b* zur Bildung der langen vorderen Spitzen in je drei Dornenbündeln von etwa je drei Stück untereinander gelegen sind, wobei sie sich teilweise seitlich und in der Länge deckten; das Ganze verursacht durch eine entsprechende Faltung der Wand in der Richtung vom Scheitel zur Basis. Auf der Rückseite müßte die Faltung zum Teil eine andre sein. Die Dornenreihe *c* würde durch eine Faltenbildung analog der obigen, wobei aber nur je zweimal drei Dornen zusammentreten, die beiden mittleren Spitzen bilden, während durch eine seitliche Wandfaltung je ein oder zwei Dornen als die äußeren schlanken Spitzen in die Erscheinung treten könnten.

Da zeigte mir blitzartig ein Zufallspräparat (Karbol-Glyzerin-Magentarot), in dem eine Kapsel zerdrückt und das Dornenstück angerissen

war, daß alle bisherigen Erklärungsversuche und auch mein oben angeführter, die in den Spitzen die zusammengelegten Dornen sahen, falsch waren. Das eindringende Magentarot hatte das in den Dornen befindliche Sekret intensiv rot gefärbt, und es waren zwei Dornenreihen sichtbar, in denen die einzelnen Elemente genau so lagen, wie in dem ausgestülpten Dornenstück. Weit besser lassen sich die Verhältnisse des Dornenstücks durch eine andre Methode darlegen: durch etwa $^1/_4$—$^1/_2$ stündige Behandlung der Kapseln mit Neutralrot-Karbolglyzerin oder reinem Neutralrot. Es gelingt sehr häufig bei Kapseln, wo durch Deckglasdruck die Volumenreduktion eingetreten ist (s. später), in diesem Teil der Knide von der Basis der Stilette gegen die Kapselbasis laufend drei fuchsinrote kommaförmige Gebilde nachzuweisen, die als alleinige Bestandteile im Dornenstück gefärbt sind und auf die wir bei Besprechung der Entladung zurückkommen werden (Fig. 7). Auf ihnen treten als scharfe Schrägstrichelung die nach innen gerichteten Dörnchen in die Erscheinung, alle getrennt, eines hinter dem andern. Das Lumen des Dornenstückes zeigt niemals die geringste Färbung, es ist wie das Halsstück sekretleer. Was stellen nun aber die Spitzen dar? Falten der Wand? Dann müßten sich bei der Explosion diese Falten ausgleichen und das Dornenstück beträchtlich größer werden; das ist aber nicht der Fall. Diese Tatsache hatte mir schon bei dem oben erwähnten Erklärungsversuch die größte Sorge gemacht. Die Spitzen sind offenbar nichts weiter als Verdickungen, Versteifungslinien auf der Wand. Da sie an der Ruheknide so stark hervortreten, liegen sie anscheinend hier auf der Außenseite der Wandung.

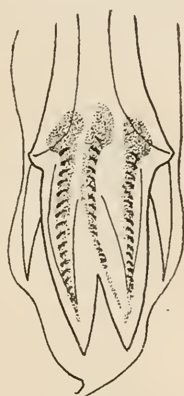


Fig. 7.
Dornenstück einer ruhenden Penetranten aus einem Neutralrot-Carbolglyzerinpräparat, in ihm die Sekretstreifen; darauf als dunkle Striche die Basen der nach innen gerichteten Dornen.

Das Dornenstück, das ebenso wie der folgende Kapselteil sekretleer ist, geht unter ziemlich plötzlicher starker Verringerung des Lumens zunächst in das konische Zwischenstück (Z) und dieses dann in den Nesselfaden über. Wie man vermittelst der Magentarotfärbung mit Sicherheit feststellen kann, zieht der Faden in ziemlich scharfer Knickung schräg nach hinten und aufwärts, macht eine oder mehrere lockere Schlingen um das Dornenstück und windet sich dann in dichten parallelen Schlingen am Kapselboden auf. Der Faden ist offenbar sekreterfüllt, bisweilen gelingt es, (besonders mit Anilinwasser-Gentianaviolett) die Fadenschlingen in der Kapsel vollständig zur Verquellung zu bringen,

so daß sie als kompakte gallertige Masse am Kapselgrund liegen. Diese Verquellung ist so stark, daß sie wohl kaum nur auf ein Aufquellen der im Innern des Fadens befindlichen Quellungslinien (s. später) zurückgeführt werden kann.

Nun verbleibt uns noch die Besprechung des die Kapsel verschließenden Deckels.

Seine Gestalt läßt sich auf die einer dreiseitigen Pyramide zurückführen, deren Basis rundlich dreieckig und schwach nach außen gewölbt ist und deren leicht nach innen gebogene Seitenflächen in eine Spitze zusammenlaufen, die durch eine Art Kittmasse mit dem Stilettapparat verbunden ist. Diese Substanz sitzt an der Spitze des Deckels fest, wie

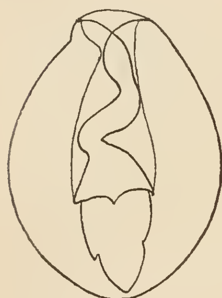


Fig. 8.
Penetrante nach Behandlung mit Glyzerin-Salzsäure-Alkohol. Stilette in charakteristischen Windungen, Verbindung mit dem Deckel nicht gelöst.

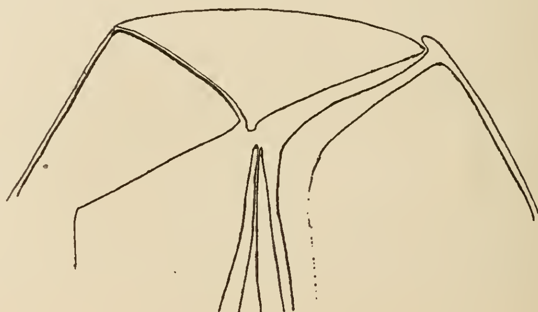


Fig. 9.
Oberes Ende einer etwas gequetschten Penetrante von hinten. Kapselwand links (im Bilde rechts) über den Deckel greifend.

man an günstigen Präparaten von explodierenden und ganz entladenen Kniden sehen kann. Setzt man zu einem lebenden Tier auf den Objektträger einen Tropfen eines Gemisches von Salzsäure, Glyzerin und Alkohol (2 Teile, 80% Alkohol, 1 Teil Glyzerin und 3% des Gemenges Salzsäure), so legt sich in allen Penetranten der Stilettapparat in ganz charakteristische Windungen, ohne aber je die Verbindung mit dem Deckel infolge Schrumpfens aufzugeben (Fig. 8).

Der Deckel scheint auf der rechten Kapselseite direkt aus der Außenwand hervorzugehen. Einige Male machte es auch den Eindruck, als ob seine Ansatzstelle zwischen Außen- und Mittelwand eingeschoben sei. Jedenfalls hängt er, wie wir später sehen werden, fest mit der Außenwand zusammen. Eine Dreischichtigkeit des Deckels, wie sie WILL (s. S. 36), auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen annimmt, konnte am Deckel der ausgebildeten Knide nicht festgestellt

werden, er erscheint homogen von schwächerer Lichtbrechung als die Wand.

Der Deckel liegt wahrscheinlich rings um die Kapselöffnung herum auf der Ringleiste der Mittelwand. Außerdem ist er aber noch auf eine sehr merkwürdige Weise mit der Kapsel verbunden. Mir war öfters besonders bei etwas geschrumpften Kniden aufgefallen, daß die Kapselwand auf der linken Seite über den Deckel hakenförmig herübergriff (Fig. 9), über die Art dieses Verschlusses konnte ich aber nicht ins Reine kommen, bis nach langen vergeblichen Mühen ein Zufallsbild die Aufklärung brachte. In einem frischen Präparat hatte sich wahrscheinlich durch Deckglasdruck der Deckel zum Teil von der Kapsel gelöst, und es zeigte sich nun, daß das nach unten herabfallende Stück des Halsstückes auf der linken Seite etwas hinter der Mitte stark lichtbrechend ist und plötzlich scharf abbiegt, um nach der Deckelspitze hinzuziehen (Fig. 10). In die so entstandene »Deckelsicherungsfalte« schiebt sich offenbar die freie Spitze der Deckelbasis ein. Diese Bildung ist also ein Analogon der von Deckel- und Dreiecksvorsprung gebildeten Falte. Geht diese aber im Halsteil von außen nach innen, so geht jene von oben nach unten. In Aufsicht müßte sich nach Abnahme des Deckels etwa das in Fig. 11 dargestellte Bild ergeben.

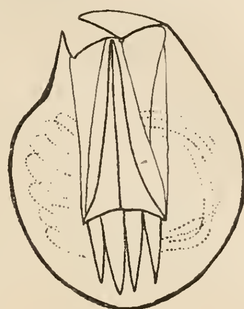


Fig. 10.
Penetrante mit gelockertem Deckel. Halsstück mit Deckelsicherungsfalte.

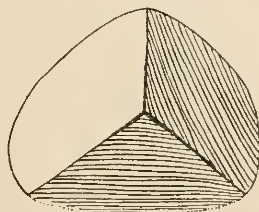




Fig. 11.
Kapselöffnung von oben; Deckel abgenommen gedacht. Deckelsicherungsfalte und Deckelvorsprung des Halsstückes.

Zusammenfassend können wir von der Durchschlagskapsel also sagen, daß sie als Ganzes genommen fast bilateral gebaut ist; eine vollkommene Bilateralsymmetrie wird verhindert durch das Vorhandensein der stärkeren Wandausbuchtung links, durch die asymmetrische Lage der eigentümlichen Halsteilfalten links und rechts und durch die Anordnung der Stilette.

b) Die entladene Penetrante (Fig. 4b).

Die eigentliche Kapsel hat bei der Entladung sehr stark an Volumen verloren, sie ist auf etwa die Hälfte ihres Inhaltes zurück-

gegangen[1]), ich kann hierin die Feststellungen Wills (a. S. 32, b S. 9) gegen Ewald nur bestätigen. Die Einbuchtung auf der linken Seite ist bei dem Entladungsvorgang ausgeglichen worden. Durch die neuerdings von Will veröffentlichten Tabellen und die photographischen Belege ist die für jeden unbefangenen Beobachter auch ohne Messung sofort sinnfällige Tatsache der Volumenreduktion bei der Entladung endgültig festgelegt. Zu Serienmessungen eignet sich *H. attenuata* wegen der starken Größendifferenzen der Penetranten nicht. Man benutzt zu solchen besser eine Art mit nahezu nicht variierenden Penetranten.

Ich habe ebenso wie Ewald und Will die für diese Zwecke so günstige *Pelmatohydra oligactis* gewählt (siehe die Tabelle), daneben wurden aber auch einzelne frische Penetranten in ruhendem und explodiertem Zustande bei *H. attenuata* gemessen, die das bei *oligactis* gewonnene Resultat bestätigten.

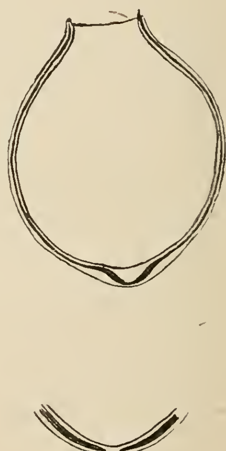


Fig. 12.
Entladene Kapseln mit abnormer Wandbildung an der Basis.

An der explodierten Knide fällt sofort auf, daß die Mittelwand stark gequollen ist, die Dreischichtigkeit tritt nun besonders am Kapselgrund viel deutlicher hervor. Am klarsten aber an gelegentlich vorkommenden abnormen Kapseln wie sie in Fig. 12 dargestellt sind. Über die Endigung der Interna gegen den Kapselscheitel hin gaben mir Kniden von *Pelmatohydra oligactis* im Depressionszustande Sicherheit. Diese Kapseln nahmen das Magentarot ungewöhnlich stark auf, nach der Entladung zeigte sich die Innenwand stark rotgefärbt. Sie hörte auf der linken Seite ganz plötzlich an der verdünnten Stelle auf und folgte rechts der jetzt ausgestülpten Mittelwandfalte, um an deren Ende ebenfalls aufzuhören. An explodierten Kniden löst sich die Interna oft ab oder legt sich in eigentümliche Falten (Fig. 24); daß diese sich wirklich nur auf diese Schicht beziehen, geht daraus hervor, daß Faltenbildungen der ganzen Wand sofort an der starken Lichtbrechung der gequollenen Mittellamelle zu erkennen sind. Auch um Sekretreste handelt es sich bei diesen Erscheinungen nicht, da dieses flüssig ist, wie schon von

[1]) Auch bei den Polkapseln der Knidosporiden findet sich dieser Rückgang bei der Explosion (Auerbach S. 20). Nach den vorliegenden Angaben kann ich mir kein klares Bild von der Entladung machen. Eine neure Arbeit Kudos, die vielleicht Einzelheiten enthält, ist mir leider nicht zugänglich.

Pelmatohydra oligactis (Pallas). Penetranten ruhend und explodiert, frisch in Wasser untersucht und sofort gemessen. Messung mit LEITZ $^1/_{12}$ Immersion und ZEISS Okular 4[1]). t ein Teilstrich des Okularmikrometers.

	ruhend		explodiert	
	lang ($2R$) t	breit ($2r$) t	lang ($2R$) t	breit ($2r$) t
1	9	7	7,5	5,5
2	9	7	7	5
3	9	7	7	6
4	9,25	7	7	5,5
5	8,5	6,5	6	5
6	9	7	7	5,5
7	8,75	6,25	7	5,25
8	9	7	7	5,5
9	9	7	7,5	6
10	9	6,5	7,5	5,5
11	9	6,5	7	5
12	10	7	7	6
13	9	7	7	5
14	9	6	7	5,5
15	9	6	8	6
16	9,25	7	7	5
17	9	6.5	8	5
18	9	6,5	7,5	5
19	9	6,5	7,5	5
20	9,5	7	7	5
21	9	7	7	6
22	10	7	8	5,5
23	9	7	8	5,5
24	10	7	7	5,5
25	9,5	7	7,5	5,5
26	9,5	7,5	7,5	6,5
27	9	7	7	6,75
28	9	7	8	5,5
29	10	7	8	5,5
30	9	7	7	5,5
31	9	7	7	5,5
32	9	7	8	5,5
33	9	7	7	5
34	9	7	7,5	5,5
35	9	7	8	5,5
36	9	6,5	8	5
37	10	8	7.5	5
38	9,5	6,5	8	5,25
39	8,25	6	7,5	5,5
40	9	7	7,5	5,5
	$\Sigma 1-40 = 367{,}00$: 40 = 9,175	$\Sigma 1-40 = 273{,}25$: 40 = 6,83	$\Sigma 1-40 = 294$: 40 = 7,35	$\Sigma 1-40 = 218{,}25$: 40 = 5,456

Auf das Rotationsellipoid berechnet $\left(\frac{4}{3}\pi R \cdot r^2\right)$

Inhalt der ruhenden Kapsel 4419,6 t^3 — Inhalt der explodierten Kapsel 2259,3 t^3

Verhältnis der ruhenden Kapsel zur explodierten:

nach WILL (e) Tab. 3, 1 : 0,479 — nach WILL Tab. 4 1 : 0,537 — nach P. SCHULZE, 1 : 0,511.

[1]) Die Messungen erfolgten in den Ferien, wo mir keine ZEISS-Immersion zur Verfügung stand; wegen der ungleichen Optik verzichte ich auf eine μ-Berechnung, die hier ja auch überflüssig ist.

verschiedenen Autoren hervorgehoben wurde (z. B. WILL, a S. 10, b S. 9, JAKOBSOHN S. 135). Am deutlichsten sah ich aber die Wände an Hydren, denen ein Tropfen Alkohol abs. zugesetzt wurde. Hier quellen, besonders wenn man das Präparat einen Augenblick an der Lichtquelle erwärmt, Außen- und Innenschicht fast ebenso stark wie die Mittelschicht, so daß man drei fast gleichstarke Lamellen erhält, die dann noch von dem etwas abgehobenen Periknidium (siehe später) umgeben sind.

Die von WILL behauptete Dreischichtigkeit des Deckels müßte jetzt besonders besonders deutlich zu sehen sein, nichts dergleichen ist aber der Fall. Er erscheint ganz homogen. Den Angaben früherer Autoren (z. B. TOPPES a S. 236) und EWALDS (S. 308) von einem Zerreißen des

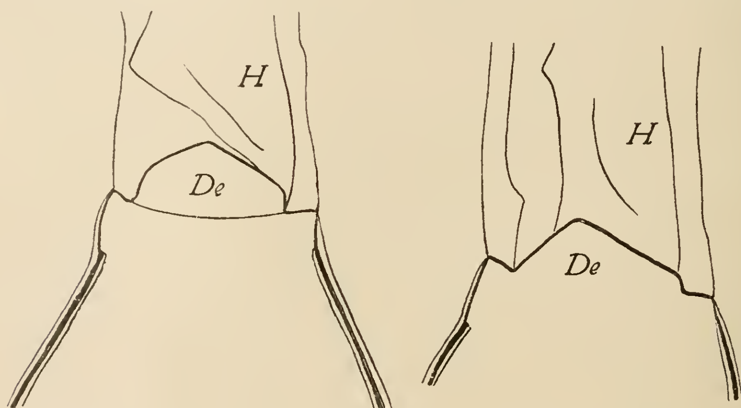


Fig. 13.
Ansicht der entladenen Kapsel von rechts. Deckel *De* von hinten, *H* Halsstück.

Deckels oder gar einem Durchstoßen desselben durch die Stilette, kann ich in keiner Weise beipflichten, ebensowenig den Angaben von einer beliebigen Lage an der Kapsel nach der Explosion. Hier liegen offenbar Verwechslungen mit der ausklappbaren Falte der Mittelwand oder mit den später zu besprechenden Widerlagern der Hüllmembran vor. Mit aller Deutlichkeit ist der nach dem Abklappen noch intakte auf der rechten Kapselseite sitzende Deckel zu sehen (Fig. 4b *De*); bei Ansicht von hinten, d. h. bei Betrachtung von rechts her) erkennt man deutlich eine relativ breite Ansatzlinie, die aber eine gewisse Verschmälerung aufweist (Fig. 13 *De*). Im Bereich des Ansatzes reicht die gürtelförmige Verdünnung der Mittelwand bis zum Kapselrand, sie ist hier aber nicht so scharf abgesetzt wie gewöhnlich, sondern die Verschmälerung erfolgt allmählich. Auf diese Weise ist eine Art Gelenk geschaffen worden. Die Ringleiste

am Apex fehlt hier, sie ist unterbrochen entsprechend der Auskerbung der Deckelbasis.

Im eingeklappten Zustande liegt der Deckel anscheinend auf der Ringleiste, und zwar greift wohl die oben erwähnte Deckelsicherungsfalte über ihn herüber; um den Apex der Kapsel herum sieht man zwei fast parallele Linien laufen. Die untere stellt offenbar die äußere Kapselbegrenzung dar, während die obere eine nicht ganz kontinuierliche Ringfalte der Halsteilbasis ist (Fig. 4*b Rf*). Auf der Vorderseite geht sie von einer charakteristischen winklig gebogenen Längsfalte aus; blickt man von rechts her auf die Kapsel, so scheint die Linie von der Spitze des ellipsoiden Vorsprunges abzugehen und dann nur in der Mitte undeutlich werdend parallel dem Außenrand hinzuziehen. Diese obere Linie kennzeichnet wohl die Berührungsstellen des eingeschlagenen Halsstückes mit der Basis des Deckels, unterbrochen ist sie dort, wo sich die elliptischen Vorsprünge befinden. Ewald (S. 308) hat diese Bildung bereits gesehen, aber offenbar falsch gedeutet. Er spricht von einer Verschlußrinne, die im optischen Schnitt an der Kapselwand beiderseits als deutliche Einkerbung erscheine. Wie der Deckel, der nach ihm »die Gestalt zweier mit ihren Basen aneinandergefügter niederer Tetraeder« hat, in diese Verschlußrinne eingepaßt sein soll, ist mir nicht recht verständlich.

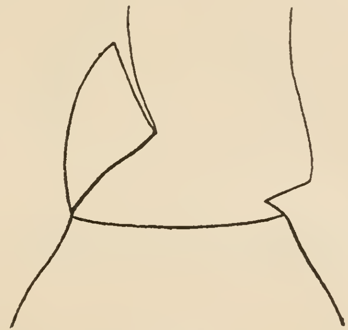


Fig. 14.
Entladene Knide von hinten, links hinten im Bilde rechts die Deckelsicherungsfalte.

Vor dem Deckel liegt die jetzt nach außen geschlagene elliptische Falte der Propria (*Dev*) (stark gequollen und im optischen Schnitt meist nur strichförmig erscheinend). Man erkennt jetzt deutlich, daß sie mit ihrem Hinterrande an der einen Seitenfläche der Deckelpyramide festgewachsen ist (daher Deckelvorsprung). Jede entladene Knide zeigt konstant das gleiche Bild. Der ausgeklappte Vorsprung zeigt in Flächenansicht klar, daß nur seine Ränder verdickt sind, während die Mitte dünn ist; sie setzt sich unmittelbar in eine Einsenkung fort, die dem vorhin bei der ruhenden Knide besprochenen dreieckigen Fortsatz, dem Dreiecksvorsprung, entspricht (*Drv*).

Die Deckelsicherungsfalte der linken Seite tritt durch den Halsteil durchscheinend oder bei andrer Lage der Kapsel auf der rechten Seite ebenfalls in Erscheinung, ist aber weniger auffällig (Fig. 14). Das dem

Deckelvorsprung entsprechende Gebilde ist kleiner als dieser und springt fast rechtwinklig zur Kapselwand nach innen vor. Von ihm aus zieht das etwa doppelt so lange Analogon des Dreiecksvorsprunges unter einem spitzen Winkel scharf nach außen (siehe auch Fig. 15).

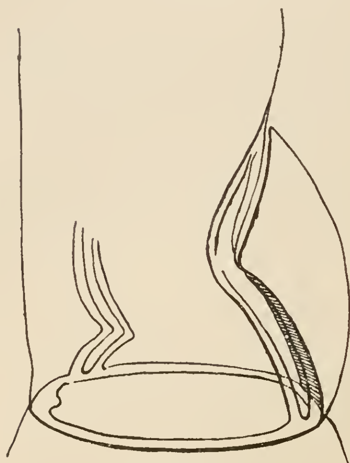


Fig. 15.
Entladene Kapsel mit den großen Faltenbildungen des Halsstückes. Rechts der Deckelvorsprung, darüber der Dreiecksvorsprung, links hinten die Deckelsicherungsfalte.

Es zeigt sich nun deutlich, daß der Halsteil eine direkte Fortsetzung der Mittelwand der Kapsel ist, die man infolgedessen als Propria bezeichnen muß, während nach Will (c, S. 34) die innere Wand sich direkt in die Halsstückwand fortsetzt und Außenschicht und »Media« auf die eigentliche Kapsel beschränkt sein sollen. Das Halsstück (*H*) ist jetzt nicht prall gefüllt, sondern weist Längsfalten auf, bisweilen auch noch deutlich die Schraubenlinie, welche von der dem Dreiecksvorsprung entsprechenden Einsenkung aus und zur Stilettbasis zieht. Trotz des Kollabierens hat der Halsteil gegenüber der ruhenden Kapsel meist noch etwas an Durchmesser zugenommen. An seinem Ende finden wir die



Fig. 16.
Stilette entladener Kapseln in Aufsicht aus einem Silberpräparat.

herabgeklappten drei Stilette. *A* und *C* bilden einen Winkel von etwa 80°, *A* und *B* von etwa 110° und *C* und *B* einen solchen von etwa 170° (Fig. 16, 17).

Das anschließende Dornenstück (*D*) ist gerundet kegelförmig und zeigt jetzt Querrunzeln; auch die oben erwähnten seitlichen Ausbuch-

tungen lassen sich gewöhnlich noch erkennen. Die Dornen stehen in drei flachen Schraubenlinien, die von der Mitte der Stilettbasen ausgehen, entgegen der Richtung des Uhrzeigers. Aus den hohlen, aber nicht mit dem Lumen von Hals- und Dornenstück in Verbindung stehenden Stiletten und Dornen hat sich an ihrem Grunde entlang eine stark lichtbrechende Flüssigkeit scheinbar ergossen.

Von den Verdikkungen, die als Spitzen in der Ruhekapsel in die Erscheinung treten, ist nichts zu sehen. Sie liegen jetzt wohl im Innern. Manchmal glaubte ich die großen Spitzen von der Basis der vorderen Stilette ausgehend und die Sekretlinie schräg kreuzend zu sehen. Sicheres habe ich aber nicht ermitteln können.

Bevor das Dornenstück in den eigentlichen Faden übergeht, schiebt sich noch ein kleines schlank kegelförmiges Stück ein, das konische Zwischenstück (*Z*) im Sinne von Ewald (S. 308), während Toppe (a, S. 236) das ganze Dornenstück so bezeichnet. Gegen das Dornenstück ist es abgegrenzt durch einen besondern in Karbolglyzerin sehr deutlichen stark lichtbrechenden Ring. Im übrigen erscheint dieser Kapselteil glatt und ohne alle Differenzierungen.

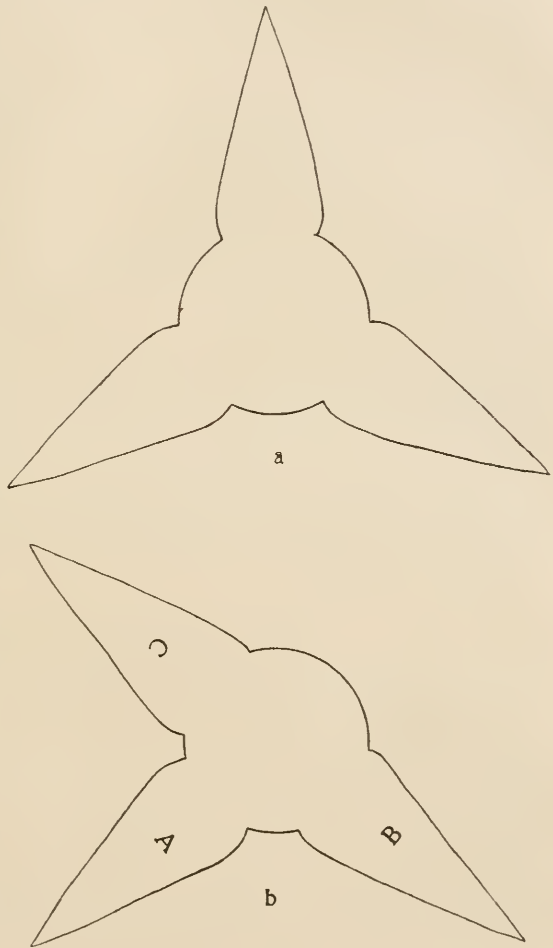


Fig. 17.
Schema der abgeklappten Stilette (*A*, *B*, *C*). Bei *a* die erwartete, bei *b* die wirkliche Anordnung.

Der Nesselfaden (*F*) ist bei völlig entladener Knide bei gleichbleibender Dicke bis etwa 30 mal so lang wie die eigentliche Kapsel, eine Penetrante von 16,5 μ Kapsellänge (ohne Hals-, Dornen- und Zwischenstück) wies einen Faden von 508,2 μ auf. Ihn überziehen jetzt an der Außenseite drei verhältnismäßig schwach lichtbrechende, ziemlich flache Schraubenlinien. Will (d, S. 12) ließ schon die Möglichkeit zu, daß der Faden wie bei den Kapseln andrer Hydroiden von drei Schrauben überzogen sei; ich habe mich jetzt mit Sicherheit davon an einigen besonders deutlichen Magentarot- und Methylenblaupräparaten überzeugen können. Das Fadensekret tritt in seinem optischen und färberischen Verhalten meist viel schwächer hervor als das Sekret des Dornenstückes; es ist offenbar mit diesem nicht identisch (gegen Will d, S. 14). Der Faden hat anscheinend nicht nur an der Spitze eine Öffnung, sondern ist wahrscheinlich auch an seiner Oberfläche mit feinen Poren durchsetzt. Die Spitzenöffnung wird besonders deutlich, wenn zufällig das Fadenende im Präparat in eine Luftblase gerät und nun aus der terminalen Öffnung ein großer Sekrettropfen hervortritt. Für die nicht direkt nachweisbaren kleinen Poren spricht, wie schon Toppe (a, S. 237) angibt, das Auftreten von Sekrettröpfchen an der Außenwand des Fadens nach der Explosion, die ich besonders schön bei Färbung mit Methylenblau und Neutralrot-Karbolglyzerin sah.

c) Der Knidoblast (Taf. XIX).

Der unregelmäßig zylindrische Knidoblast sitzt mit seinem mehr oder weniger verschmälerten Ende der Stützlamelle auf; von einem Stiele der Kapselbildungszelle kann man bei *Hydra attenuata* kaum reden. Die Kapseln und damit die umhüllende Zelle sind hier so groß, daß für eine Stielbildung in dem niedrigen Tentakelektoderm gar kein Raum ist. Den Scheitel der Kapsel überzieht die Zelle in einer Lage hellen durchsichtigen Plasmas; auf der linken Seite setzt sie sich in ein vorspringendes Halbrohr, die »Knidozilröhre« fort (*Kr*). Der rundliche Kern liegt gewöhnlich unter, seltener seitlich neben der Knide. Sein Chromatin besteht aus mehr oder weniger groben Bröckchen, er scheint ebenso wie die Knidoblasten der andern Kapselarten nach der Aufstellung in den Ektodermzellen des Nukleolus stets zu entbehren (von Schneider a, S. 332 schon angegeben), während dieser in der Bildungsphase wie bei den übrigen Hydrazellen groß und deutlich ist. Offenbar ein Hinweis für die Bedeutung des Kernkörperchens für rege Stoffumsätze in der Zelle. Der Knidoblastenkern ist jetzt nur etwa $^1/_4$ so groß wie der der Wirtszelle, welcher stets einen großen scharf abgesetzten Nukleolus besitzt.

Im Plasma der Zelle finden wir eine ganze Reihe bemerkenswerter Differenzierungen, außer der wichtigsten: der Nesselkapsel selbst. Zunächst ist eine Membran zu erwähnen, die vom Knidoblasten herum um die Kapsel abgeschieden wird und dieser dicht anliegt, das Periknidium (*Pk*). Am Scheitel der Knide rückt sie etwas von der Wand ab und endet frei, ohne den Deckel mit zu umschließen. Ihr freies Ende ist an zwei Stellen etwas verdickt: an der Stelle, wo das Knidozil liegt, und etwas weniger stark auf der gegenüberliegenden Seite (*W*). Diese Stellen zeichnen sich durch eine andre Lichtbrechung aus — oft erscheinen sie an der lebenden Kapsel bräunlich und sind wohl als sekundäre Auflagerungen auf die Hüllmembran aufzufassen. Bei geeigneter Lage der Kapsel sind sie mit großer Deutlichkeit zu sehen, scheinen sich aber beim Hervorschnellen der explodierten Knide häufiger vom Periknidium abzulösen. Mit ziemlicher Regelmäßigkeit erhält man sie in Osmiumsäurepräparaten. Rings um den Knidenscheitel finden wir einen Kranz nach innen gebogener, im Leben stark lichtbrechender, sich mit Eisenhämatoxylin schwärzender Stäbchen (*Dst*). Vor allem fällt aber eine andre merkwürdige Bildung ins Auge: der von WILL entdeckte »Muskelkorb«. Es handelt sich um lange verhältnismäßig dicke nebeneinanderstehende Stäbe, die optisch ähnlich dem erwähnten Deckelkranz in Erscheinung treten, aber viel größer sind (*Stk*). Sie umfassen etwa die unteren $^{2}/_{3}$ der Knide und ziehen bis zur Basis der Zelle. Eine bisher noch ganz rätselhafte Bildung ist das sogenannte Lasso (*L*). Ich sah es als langen, stark lichtbrechenden Faden auf der einen Seite der Kapsel und zwar meist auf der Knidozilseite in unregelmäßigen Windungen liegen. Am Apex der Zelle finden wir links den erwähnten schlotartigen Aufsatz, der innen hohl ist und das Knidozil in sich birgt. Dieser Schornstein erscheint nicht allseitig geschlossen, sondern nach rechts offen. Um so merkwürdiger ist es, daß seine apikale Öffnung durch einen Ring versteift ist, den ich durch Behandlung lebender Hydren mit 0,5%igem Silbernitrat bei Belichtung fand. Bei Anwendung dieser Methode zeigt sich nämlich auf dem Rand des Aufsatzes ein ziemlich breiter, jetzt durch abgeschiedenes metallisches Silber geschwärzter Ring (*R*), den man gelegentlich auch bei überlebendem oder mit 10% Formol fixiertem Material sieht. Es zeigt sich bei allen Präparaten und allen Kapselsorten immer wieder ein Ring und nicht ein Halbring, wie man erwarten sollte. Es wäre allerdings möglich, daß an der oberen Begrenzung sich ringsum Plasma befände, und die Öffnung nur schlitzförmig wäre, sicheres kann ich darüber nicht sagen. Das Bild, welches man beim Hineinsehen in die Halbröhre gewöhnlich erhält, ist jedenfalls das in Fig. 18 dargestellte.

Die Wand dieser eigentümlichen Bildung ist versteift durch Stäbcheneinlagerungen, die zum Teil den Ring erreichen, zum Teil unterhalb desselben zu endigen scheinen. Am lebenden Tentakel und besonders an Osmiumsäurepräparaten sieht man einwandfrei, daß tatsächlich Plasma um diese Stäbe vorhanden ist. Toppes Ansicht (a, S. 248), daß der Knidozilapparat nur aus Stäbchen gebildet werde, die den eigentlichen Entladungsstift in die Mitte nehmen, ist irrtümlich. Für *Coryne* gibt er (Taf. XV Fig. 69) die Abbildung eines Halbringes, der durch Zusammenlagerung der seitlichen Stäbe mit den Spitzen entstanden sein soll. Bei *Hydra* kommt für die Bildung des Ringes eine solche Entstehung nicht in Betracht, denn auf den Silberpräparaten ist der Knidozilring scharf und deutlich, ebenso das Knidozil selbst, während von den Begleitfasern nichts zu sehen ist.

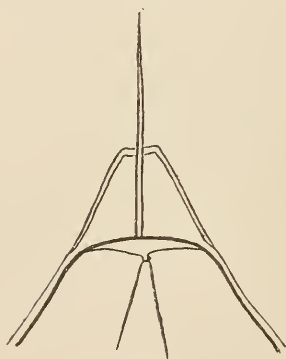


Fig. 18.
Aufsicht auf die Knidozilröhre von rechts.

Das Knidozil ist ein am freien vorstehenden Ende zugespitztes Stäbchen von etwa fest-gallertartiger Konsistenz, das, nach dem gelegentlichen Anheften von Fremdkörpern zu schließen, etwas klebrige Eigenschaften zu besitzen scheint.

Unter Einfluß von Chemikalien krümmt sich seine Spitze oft leicht ein, bei Osmiumsäurepräparaten ist es am Ring oft scharf, fast rechtwinklig abgeknickt. Der Entladungsstift liegt in einem etwas spitzen Winkel zur Tentakellängsachse geneigt zwischen Kapselwand und dem apikalen Widerlager des Periknidiums. An der Stelle, wo es mit der Kapsel in Berührung kommt, zeigt deren Wand eine leichte Längseindellung. Das untere Ende des Stiftes ist in einem schwachen Winkel abgeknickt und folgt der Kontur der Kapselwand. Er scheint in bezug auf die Kapsel keine absolut konstante Lage zu besitzen; ich glaube ihn einige Male mit Bestimmtheit statt wie gewöhnlich auf der linken Seite auf der Deckelseite gesehen zu haben. Sein Auftreten hatte an beiden Stellen die oben erwähnten Begleiterscheinungen zur Folge: die Eindellung der Kapselwand und die Bildung des Widerlagers auf dem Periknidium. Es handelt sich bei diesen beiden Bildungen um offenbar relativ spät eintretende Differenzierungen.

d) Die Vorgänge bei der Entladung der Penetranten.

Bei dem Entladungsvorgang sind zwei Phasen zu unterscheiden: 1. die Auslösung und 2. die eigentliche Entladung, d. h. die Um-

stülpung der in der Ruhe eingeschlagenen Teile der Knide. Seit langem ist bekannt, daß die Explosion der Hoplokniden nicht wahllos auf jeden Berührungsreiz hin erfolgt, sondern, daß sich je nach der Beschaffenheit der Oberfläche des Beutetieres, ob glatt oder bedornt, fast ausnahmslos Penetranten oder aber Volventen entladen. Es ist kein Zweifel, daß der unmittelbare Anlaß hierzu die Berührung des Knidozils ist, es war aber bisher ganz rätselhaft, warum bei der Annäherung eines Tieres mit glatter Oberfläche nur die Penetranten, nicht aber auch die Volventen losgehen, deren Knidozil bekanntlich länger als das der Penetranten ist. KÜHN (S. 480) nahm infolgedessen an, daß die als Tastborsten funktionierenden Entladungsstifte auf adaequate Reize abgestimmt seien. Die ganze Knidozilfrage scheint mir ein ganz andres Gesicht durch die von mir aufgefundenen Differenzierungen, den Knidozilring und das Widerlager, zu gewinnen. Sieht man auf die Ringe in einem Silberpräparat direkt von oben herauf, so zeigt sich, daß in der Regel der Durchmesser des Volventenringes größer ist als der bei den Penetranten, trotzdem die Dicke der Knidozile bei den beiden Kapselarten sich umgekehrt verhält (Fig. 19). Auch bei Betrachtung von der Seite ist normalerweise der Volventenring etwa doppelt so groß wie derjenige der Durchschlagskapseln. Ganz durchgängig ist dieses Verhalten aber, wie ich hervorheben muß, im Präparat nicht. Man findet z. B. auch gelegentlich enge Volventenringe. Ich glaube aber dem keinen allzu großen Wert beilegen zu sollen, weil die ringbildende Substanz, die mit der der Kittleisten identisch sein dürfte, ebenso wie diese bei der Silberbehandlung oft eine starke Schrumpfung erleidet, die sich bei einem offenen Ring besonders stark bemerkbar machen muß. Ferner kommt es bisweilen vor, daß ein Penetrantenring eine sehr starke Silberablagerung aufweist und dann ebenso groß erscheint, wie bei einer Volvente. Solche Ringe sehen aber immer sehr dick und unregelmäßig aus und dürften wohl auf sekundäre Silberabscheidung zurückzuführen sein. Wenn tatsächlich die gewöhn-

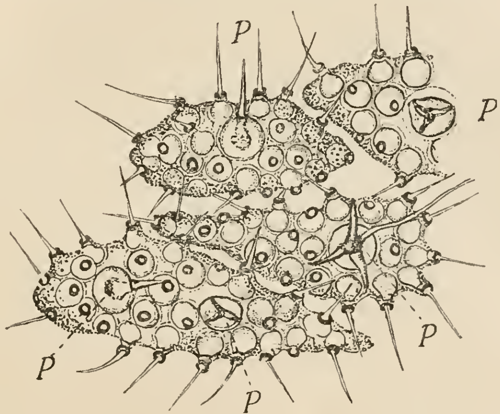


Fig. 19.
Blick auf einen mit Silbernitrat behandelten Tentakel mit den geschwärzten Ringen der Knidozilröhren Bei *P* Penetranten, teils ruhend, teils explodiert.

lich in den Präparaten auftretenden Bilder einen gesetzmäßigen Unterschied in der Öffnung der Knidozilröhre bei Volventen und Penetranten anzeigen, wie ich glaube, dann ist es sehr wahrscheinlich, daß der Ring in Beziehung zur spezifischen Entladung steht und zwar so, daß die Kapsel erst explodiert, wenn das Knidozil seine maximale Abbiegung erfahren hat, d. h. wenn es die Peripherie des Ringes erreicht hat.

Die Borsten eines Tieres werden sehr leicht mit den lang vorstehenden Volventenstiften in Berührung kommen, sie bei der Fortbewegung mitnehmen und dabei so stark abbiegen, daß die relativ große Entfernung bis zum Schlotrande durchlaufen wird, worauf die Explosion erfolgt. Entsprechend der verhältnismäßig geringen Angriffsfläche der einzelnen Borsten und entsprechend ihrer gewöhnlich größeren Zahl ist auch eine große Anzahl von Volventen (etwa das 20fache der Penetranten[1]) und damit von Entladungsstiften vorhanden, so daß die Überwältigung der Beute gewährleistet wird. Anders liegt die Sache, wenn ein Tier mit glatter Oberfläche als Auslöser in Betracht kommt. Eine Entladung von Volventen könnte dann wohl nur einsetzen, wenn die Spitze des Tieres deren Knidozile sehr energisch abbiegt. Im allgemeinen wird aber etwa ein Muschelkrebschen mit seiner großen Oberfläche in das Knidozilgewirr einsinken unter Beiseitebiegung der Volventenstifte. Diese Abbiegung ist aber offenbar nicht stark genug, um die Entladung zu ermöglichen. Die für zartere Borsten bestimmten Gebilde sind auch in sich zarter und biegsamer als die Penetrantenknidozile. Bei der Fixierung krümmen sie sich sehr leicht am distalen Ende, so daß die Basis weniger stark bewegt wird als die schlankere, ausweichende Spitze. Die Oberfläche des Beutetieres kommt so mit den tiefer liegenden Knidozilen der Penetranten in Berührung und zwar bei der relativen Größe der Angriffsfläche auch mit den einzeln stehenden der Penetranten verschiedener Batterien, so daß auch hier im allgemeinen der Erfolg gewährleistet wird. Bei der sehr geringen Öffnung der Knidozilröhre der Durchschlagskapseln, die durch den Stift fast ganz ausgefüllt wird, genügt schon ein geringer streifender Druck oder Zug, um diese Entladung herbeizuführen.

Aber selbst wenn keine gesetzmäßige Verschiedenheit in der Öffnung des Ringes von Volventen und Penetranten vorläge, dann könnte sehr leicht eine andre Verschiedenheit im Bau der Knidoblasten bestehen, der bei den Wickelkapseln einen stärkeren Zug für die Entladung nötig machte. Die ganze Art des Knidozilapparates der Penetranten spricht jedenfalls durchaus für eine mechanische Sprengung des Deckels mit

---

[1]) Vgl. das S. 388 in der Anmerkung Gesagte.

Hilfe des Knidozils. Berührt ein Beutetier den Entladungsstift — und zwar muß dies wahrscheinlich in der Richtung von rechts nach links geschehen —, so drückt es den Kapselpol gegen das rechte Widerlager, während das linke sein Ausweichen verhindert. Beim Nachlassen des Druckes und Zurückkehren in die Ruhelage wird dann die Deckelverbindung gelöst, und die Entladung kann erfolgen. Bei der entladenen Knide finden wir das Knidozil (in Osmiumsäurepräparaten) aus dem Widerlager herausgezogen und stark nach links gebogen, in den Resten der Knidozilröhre stecken (Taf. XIX Fig. 2). Leider läßt sich nicht entscheiden, ob diese Erscheinung ursprünglich durch die Hebelwirkung oder erst nachträglich durch die hervorschnellende Kapsel bedingt worden ist.

Das Abbiegen des Knidozils könnte aber noch eine andre Wirkung haben, eine Zerrung des Periknidiums und damit die Ausübung eines Druckes auf die Gesamtheit der Kapsel, der ebenfalls zur Deckelsprengung führen könnte. Jickeli (S. 393 und 395) und Schneider (a, S. 335) fassen das Periknidium als muskulös auf, während Toppe (a, S. 249) in ihm nur eine Schicht dichteren Plasmas sieht. Die Streitfrage wird sich nicht leicht entscheiden lassen, denn nach neueren Untersuchungen von Roskine (S. 365) scheint die Muskelsubstanz von *Hydra* einen sehr eigentümlichen Bau zu besitzen. Der Muskelfaden selbst in den Epithelmuskelzellen soll nicht aus Fibrillen bestehen, sondern aus einer membranartigen Hülle, in der sich kontraktiles, halbflüssiges »Kinoplasma« befindet.

Auch die Kapselhülle könnte demnach leicht die Eigenschaften eines solchen Muskels haben, durch die eine Sprengung des Deckels ermöglicht würde. Es käme hier auch der Willsche Stäbchenkorb in Betracht, dessen Elemente dieser Forscher ebenso wie Toppe für kontraktil hält. Nach dem, was über die *Hydra*-Muskeln gesagt wurde, könnten die Stäbe wohl kontraktil sein, Beweise dafür haben wir bisher aber nicht. Man muß sich hüten, jede stark lichtbrechende Faser als muskulös anzusprechen. In ihrem optischen und färberischen Verhalten ähneln diese Stäbe ganz den allerdings viel zarteren Deckelstäbchen, die von allen Autoren als Versteifungseinrichtungen gedeutet werden, mit Ausnahme derjenigen, die wie Grenacher (S. 10) und Schneider (a, S. 84) in ihnen den Ausdruck einer Membranfältelung sehen, welche für die Entladung von großer Bedeutung sein soll. Ich habe gelegentlich auch an entladenen Kniden die Stäbe mit ihrer charakteristischen leichten Krümmung noch im Plasma des Knidoblasten steckend gefunden, an ihrer Stabnatur ist nicht zu zweifeln. Die Bildung der polsterartigen Widerlager an der Hüllmembran und das Einsenken des Knidozils zwischen Kapsel und Periknidium spricht dafür, daß letzteres bei der Entladung eine wichtige

Rolle spielt. Will und Toppe möchten den Körbchenstäben einen ausschlaggebenden Anteil an der Entladung zuschreiben. Will (b, S. 9) nimmt an, daß eine Übertragung des Reizes vom Knidozil auf die Stäbe erzielt werden könne, durch eine eigentümliches Wabenwerk, in dem diese eingebettet sind und das bis zu dem Stäbchenkranz reicht. Toppe gibt von diesen Waben eine Abbildung auf Taf. XV Fig. 67. Ich habe sie gelegentlich auch an lebendfrischen Kapseln nach Magentafärbung gesehen. Die ganze Lage des Korbes und die Anordnung seiner Elemente machen es mir sehr unwahrscheinlich, daß er an der Entladung in wichtiger Weise beteiligt ist, seine Tätigkeit setzt wohl erst in einem späteren Stadium der Explosion ein. Es soll damit aber nicht gesagt werden, daß der Stäbchenkorb nicht bei andern Arten eine andere Ausbildung besitzt und vielleicht tatsächlich für die Entladung in Betracht kommt.

Wie Will (d, S. 27 und 28) sehr richtig hervorhebt, spielen osmotische Vorgänge in der ersten Phase der natürlichen Entladung keine Rolle, da die Kapselwand sowohl für die umgebende Flüssigkeit, als auch für das Kapselsekret impermeabel ist und nur durch gewisse, sie chemisch (oder physikalisch) ändernde Stoffe durchgängig gemacht wird. Infolgedessen brauchen wir auch nicht zu so gewagten Hypothesen zu greifen wie Glaser und Sparrow (S. 381), die annehmen, daß die Reizung des Knidoblasten die Entwicklung von den Innendruck steigernder Wärme oder die Herabsetzung der Konzentration der umgebenden Flüssigkeit zur Folge hat.

Bei der Entladung der Penetranten durch Deckglasdruck könnte ebenfalls das Knidozil als Auslöser in Betracht kommen, nicht aber bei der Explosion infolge von Chemikalien. Bei deren Zusatz sieht man meistens, daß nur die Spitze des Stiftes sich hakenförmig krümmt. Hier dürfte das Reagenz unmittelbar eine Kontraktion des Knidoblasten bzw. des Periknidiums hervorrufen, oder eine Lockerung des Deckels bewirken. Das letzte würde in Betracht kommen, bei vollständig vom Plasma befreiten Kapseln, die ja ebenfalls noch die Fähigkeit der Explosion besitzen (vgl. Hadzi b, S. 23). Der Deckel besitzt gegenüber den andern Kapselteilen eine sehr schwache Lichtbrechung, mit Chromhämatoxylin färbt er sich ganz im Gegensatz zur übrigen Kapsel tief schwarz, er scheint daher noch mehr plasmatisch zu sein. Ähnliches gibt schon Iwanzoff (S. 349) an. Vielleicht ist er aus diesem Grunde verhältnismäßig leicht zum Schrumpfen und damit zur Ablösung von der Kapselwand zu bringen. Durch eine Entziehung von Wasser aus dem Deckel könnte man auch die Tatsache erklären, daß die Penetranten in Mengen explodieren, wenn man einen Kochsalzkristall in die Nähe des Tentakels einer in einem Tropfen

Wasser auf dem Objektträger befindlichen *Hydra* bringt. Möglich wäre natürlich auch eine direkte Einwirkung auf andere Teile der Knidoblasten.

(Eine bisher noch ziemlich ungeklärte Erscheinung ist die Übernahme von reifen Kniden ohne Entladung in andre Organismen (z. B. durch *Kerona* oder dem Suktor *Ophiodendron* [Martin a, S. 646ff.]). Noch merkwürdiger ist dieser Vorgang bei Turbellarien und Aeolidiern, wo die Kapseln aus dem Darm unter die Körperoberfläche gebracht werden und hier noch losgehen können (Cleptokniden). Bei *Microstomum* geschieht dies durch eine Art von Phagocytose (Martin b, S. 261); bei den Aeolidiern gelangen die Nesselkapseln aus dem Darm in die sogenannten Leberschläuche und in die Zellen der an ihrer Spitze befindlichen Knidensäcke, während andre an Form und Größe ähnliche Gebilde wie Diatomeen und sogar die Spirozysten der Aktinien durch einen Sphinkter zurückgehalten werden. Die erwähnte Tasche ist wohl als eine Art Speicherniere zur Unschädlichmachung von Fremdkörpern anzusehen, denn bei Regeneration derselben durch hungernde Schnecken entwickeln ihre Zellen an der Oberfläche eine Art Stäbchensaum, und in ihrem Innern treten eigentümliche Körnchen auf (Cuénot S. 83, Taf. II Fig. 4). In diesem Zusammenhange ist eine Beobachtung von *Chatton* (S. 182 Anm. 1) von Interesse, der bei einem Exemplar der *Eunicide Halla parthenopeia* die Verlagerung von aufgenommenen Kniden unter die Haut und die gleichzeitige Bildung abnormen Pigmentes feststellte).

Nach der hier vorgetragenen Auffassung wäre also das Knidozil nicht als Sinnesstift, als Rezeptor, aufzufassen, der den empfangenen Reiz auf das Plasma überträgt, sondern nur als Teil einer aufgestellten Falle. Wie sind aber mit dieser Vorstellung die Angaben der verschiedenen Autoren in Einklang zu bringen, daß selbst eine starke mechanische Reizung durch feine Platinstifte, Glasnadeln usw. die Kapseln nicht zur Entladung bringt, wie vor allem die bekannte Erscheinung, daß die Kniden trotz geeigneter Berührung durch ein Beutetier nicht losgehen, wenn die *Hydra* gesättigt ist? Zum ersten Punkt habe ich folgendes zu bemerken: Es ist leicht verständlich, daß Infusorien wie *Trichodina* und *Kerona* nicht imstande sind, das Knidozil maximal abzubiegen und die Entladung auszulösen, sehr unwahrscheinlich aber war mir, daß geeignete mechanische Berührung des Knidozils dies nicht ermöglichen sollte, wie es z. B. Wagner (S. 618) und Will (c, S. 28) behaupten. Und in der Tat hatten meine Versuche ein durchaus andres Ergebnis. Sticht man eine auf dem Objektträger liegende *Hydra* mit einer feinen Insektennadel durch den Leib, hält sie auf diese Weise fest und überzeugt sich, daß auf den Tentakeln keine Kapseln explodiert sind, so erhält man sofort ein ganz andres

Bild, wenn man mit einer zweiten Nadel mit einem scharfen Ruck an den Tentakeln entlang streicht; eine große Menge von Penetranten ist entladen worden. Der Versuch glückte jedesmal, es scheinen aber so gut wie ausschließlich Penetranten betroffen zu werden, was gut übereinstimmen würde mit dem oben in bezug auf die leichtere Entladungsmöglichkeit dieser Kapselart Gesagten.

Die zweite scheinbare Unstimmigkeit zwischen Theorie und Praxis erklärt sich daraus, daß die Nesselkapselfalle als Ganzes nicht rein mechanisch wirkt, sondern vom Willen des Tieres in Tätigkeit gesetzt wird. Diese Tatsache hat Jakobsohn (S. 138) richtig erkannt. Er beschreibt den Fangvorgang folgendermaßen: »Sobald die *Hydra* des Beutetieres habhaft werden konnte, legte sie den Fangarm mit einer möglichst großen Fläche an die Beute heran. Dabei konnte ich bemerken, daß die Knidozile in direkte Berührung mit dem Beutetier traten, ja sogar an dieses herangedrückt wurden, ohne daß eine einzige Nesselzelle sich entlud. (?? P. Schulze). Dann aber zog die *Hydra* mit einem plötzlichen Ruck den Fangarm zurück, so daß die Knidozile an dem Beutetier rieben, und es trat eine Entladung fast aller beteiligten Nesselzellen ein. Je mehr das Beutetier jetzt zappelte, desto günstiger war es für die *Hydra*, denn durch seine Bewegungen brachte das Beutetier auch noch die Nesselzellen der andern Tentakeln zur Entladung, die jetzt schnell an die Beute herangebracht wurden und sie umschlangen. Jetzt verstehen wir auch, weshalb das Knidozil mit der Tentakelfläche einen spitzen Winkel bildet. Die Knidozile können nämlich infolge dieser Anordnung als Widerhaken wirken«. Ähnlich spricht auch Herwerden (S. 414) bei Beschreibung des Fanges einer *Daphnie*, von einem »bloßen Strich des Tentakels entlang der Ventralseite, der genüge, um das Tier zu lähmen«. Ausgelöst wird diese Bewegung offenbar durch die Berührung der wie die Knidozile über die Zelloberfläche hervorragenden Stifte der von Hadzi (c, S. 10) entdeckten Sinneszellen. Ich glaube aber, daß die Berührung der Knidozile und die Explosion einiger Penetranten das Primäre ist, daß das Beutetier bei seinen Fluchtbewegungen dann aber auch die kurzen Sinnesstifte berührt und nun die Tentakelbewegung einsetzt, welche die zur völligen Überwältigung nötigen Penetrantenmassen entlädt.

Für die eigentliche Entladung der Kapsel hat man in der Hauptsache drei Faktoren verantwortlich gemacht: 1. eine Kontraktion im Knidoblasten, 2. eine Quellung des Kapselsekrets und 3. die Elastizität der Kapselwandung. Die erste Phase der eigentlichen Entladung mußte darin bestehen, den Deckel an seinem Verlötungsrändern zu lösen und zum Abklappen zu bringen, unter gleichzeitiger Zerreißung der Stäbchen-

sicherung. Nachdem dies geschehen, folgt der Deckel ungehindert dem starken Zuge, den die Außenwand auf ihn ausübt, und klappt auf die rechte Seite herüber unter Zerreißung des über ihm befindlichen Plasmas, dessen Rest sich zusammengeschnürt als ringförmige Masse um den Scheitel der Kapsel liegend in Magentarotpräparaten öfter nachweisen läßt. Bei dem Umschlagen nimmt der Deckel den an ihm festsitzenden Vorsprung der rechten Seite und die Stilette mit sich, deren Verbindung mit dem Deckel sich aber bald löst. Diese Teile der Knide treten also als erste aus der Kapsel heraus. Es findet aber kein plötzliches ruckartiges Hervorschnellen der Stilette und kein Herausspringen des Halsteiles nach Art eines Schnappgelenkes statt, wie es die bisher einzig bekannte Zwischenstufe des Entladungsvorganges, die WILLschen Versager, nahezulegen scheint. Durch die Ferrozyankalium-

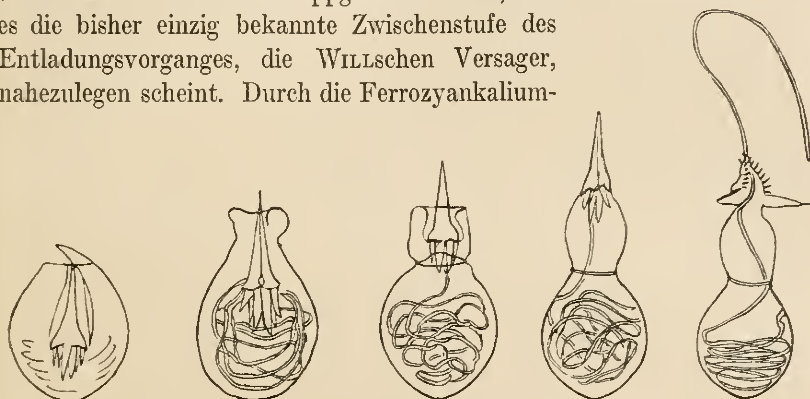


Fig. 20.
Explosionsstadien aus einem Ferrozyankaliumpräparat.

methode ist es mir gelungen, eine Reihe weiterer Zwischenstadien zu fixieren, welche klar zeigen, daß bei der Explosion, nachdem der Stilettapparat mit dem Deckel ein wenig herausgezogen und dann frei geworden ist, die Umkrempelung an der Grenze zwischen Halsteil und Kapsel einsetzt (Fig. 20).

Sowie die Deckelnaht reißt, werden drei für die Entladung wichtige Kräfte in Tätigkeit gesetzt, von denen zwei wohl ziemlich gleichzeitig, die dritte etwas später in Wirksamkeit treten.

1. Die Ringleiste der Mittelwand ist als erster Bestandteil der inneren Kapsel mit dem umgebenden Wasser in Berührung gekommen und quillt stark auf. Die Quellung setzt sich augenblicklich in der Mittelwand die ganze Kapsel herum fort, der unter dem Ring gelegene verdünnte Streifen wird durch die Wasseraufnahme nach außen gebogen und anschließend daran, die hier befindliche Eindellung der Kapsel ausgeglichen. Dieser Vorgang hat eine Auskrempelung des Halsteiles zur Folge. Der Deckel-

sicherungsvorsprung klappt aus und zieht ebenso wie es vorher schon die auf der rechten Seite gelegene ähnliche Bildung getan hat, weitere Halsstückteile nach sich.

2. In der Ruhe stand die Kapsel unter einem Überdruck, der eine Dehnung ihrer Wände bedingte. Besonders stark wird sich dieser Druck an der Eindellung am Apex bemerkbar machen. Reißt der Deckel ab,

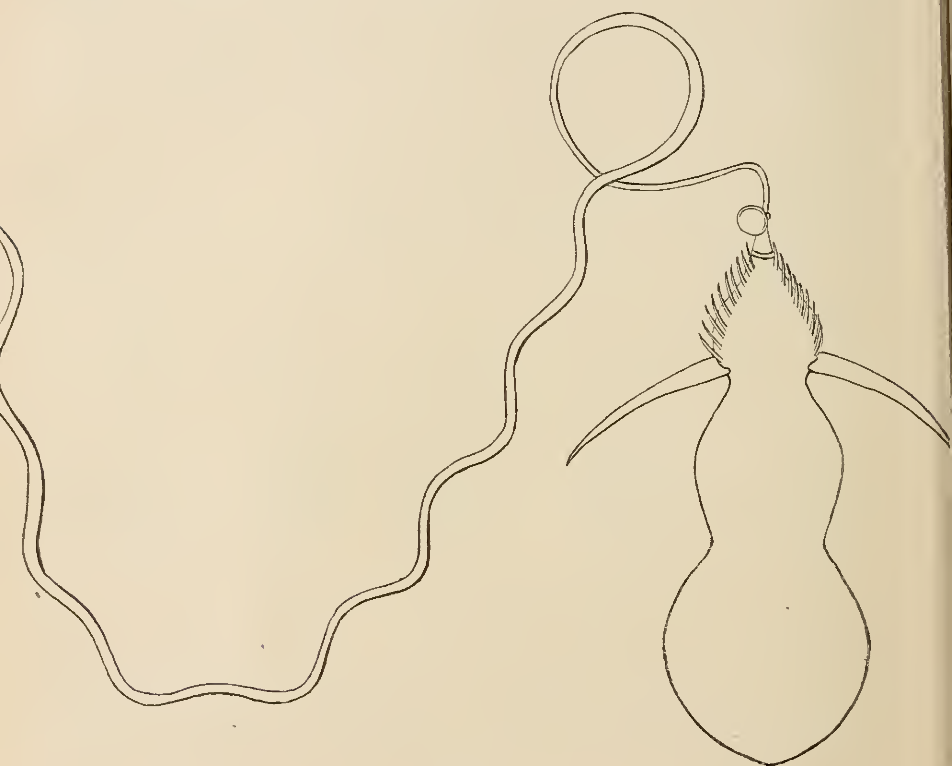


Fig. 21.
Entladene Knide aus einem Neutralrot-Carbolglyzerinpräparat nach mehrstündiger Behandlung. Die Kapsel war angefüllt mit den groben schwarzroten Flocken des Kolloids. An der Grenze zwischen Faden und Zwischenstück tritt heller rot gefärbtes Sekret aus. Faden in eigentümlichen Windungen, an seiner Basis schon wieder zusammengefallen.

so wird die Delle ausgeglichen, d. h. eine Zeitlang (an Glyzerinpräparaten gut zu beobachten) vergrößert sich die Öffnung der Kapsel, ein Vorgang, der ebenso wie die unter 1. geschilderten den Anlaß zu einer Umkrempelung des Halsteiles gibt. Gleichzeitig ist aber die gesamte Wand bestrebt, in die Ruhelage zurückzukehren. Diese Erscheinung, die notwendigerweise herausdrückend auf den Kapselinhalt wirken muß, äußert sich darin, daß die Knide auf die Hälfte ihres Volumens zurückgeht, wobei ihr verdünnter Boden wie ein Gelenk wirkt.

3. Spielt nun aber auch das Kapselsekret eine große Rolle bei der Entladung. Es nimmt offenbar durch den dünnen Wandstreifen stark Wasser auf. Einzelheiten über das Kapselsekret und seine Bedeutung werden gleich im Zusammenhang beigebracht werden.

Durch die besprochenen Einrichtungen wird ein außerordentlich schnelles Auskrempeln des Halsteiles erzielt, das auch notwendig erscheint, wenn nicht der Widerstand des neben den Stiletten eindringenden Wassers die Umkrempelung zu stark behindern, bzw. unmöglich machen soll. Elastizität der Kapselwand, verbunden mit Quellung der Wand und Wasseraufnahme durch das Kapselsekret haben zu einem Hervortreten des Halsteiles geführt, der nun den noch zusammengeklappten Stilettapparat an der Spitze trägt. Das verdünnte Kapselsekret ist in den Halsteil gepreßt worden, der auf gewissen schnell vorübergehenden — besonders in den Ferrozyankaliumpräparaten erhaltenen — Stadien auch bei ganz entladener Knide prall mit Sekret gefüllt ist und so gewissermaßen als Druckreservoir dient (Fig. 20, 21). Die dadurch bewirkte Dehnung ist so groß, daß sein Durchmesser selbst nach dem Zusammenfallen bei den explodierten Kniden größer ist als bei der Ruhekapsel. Das Einpressen von Flüssigkeit bedingt durch den Druck gegen die Stilettbasis das Herabklappen der Dolche, deren Verbindung mit dem Deckel sich ja sofort nach der Explosion gelöst hat; durch ihr Aufschlagen ziehen sie das Dornen- und Zwischenstück heraus, und geben so den Anlaß zum Eintritt der zweiten Phase des Entladungsvorganges.

Nach Will (d, S. 14) sollte nun aus den hohlen Stiletten und Dornen ein stark lichtbrechendes Quellsekret entlang der Basis der Dornen, also in einer linksgewundenen flachen Schraubenlinie bis zu dem Anfang des Nesselschlauches fließen, dessen Innenseite mit Sekretlinien bedeckt ist, und deren Anfangsteil in Quellung versetzen. Zunächst ist hier festzustellen, daß das Sekret keineswegs erst nach der Explosion aus den Stiletten und Dornen fließt. Es ist — offenbar als festes oder halbfestes Kolloid — schon in der ruhenden Knide in der entsprechenden Lage vorhanden, jene oben erwähnten mit Neutralrot färbbaren drei Streifen im Dornenstück der nicht explodierten Kapsel sind nichts andres als die jetzt außenliegenden Sekretlinien. Ein Hinausfließen aus den Stacheln nach der Entladung, was bei dem jetzt durch Füllung gewölbten Dornenstück in manchen Fällen einem Bergauffließen gleichkommen würde, erfolgt also nicht. Durch diese Feststellung wird eine weitere Schwierigkeit des Willschen Erklärungsversuches beseitigt, nämlich das gelegentliche Vorkommen normal entleerter Kapseln in Wasserpräparaten, bei denen zwar die Vereinigung der Stilettspitzen gelöst, die Stilette selbst aber nicht

abgeklappt sind und infolgedessen ein Herausfließen bergan bis zum Faden unmöglich ist (Fig. 22).

Die Sekretbahnen haben offenbar höchstens etwas mit der Ausstülpung des Dornenstückes, aber nicht mit der des Fadens zu tun. Will hat die Existenz des konischen Zwischenstückes ganz übersehen, die Sekretlinien hören an der Basis desselben auf und erreichen die Quelllinien des Schlauches gar nicht. Ihre Bedeutung ist also anderswo zu suchen. Ganz ähnlich wie es Will für den Faden gezeigt hat, krempeln diese Sekretstreifen durch Wasseraufnahme mechanisch das Dornenstück um. (Bei der oben erwähnten *Ephyra*-Penetranten konnte ich keine Spur eines aus den Dornen fließenden Sekretes entdecken, während die Quellinien des Fadens viel deutlicher waren als bei *Hydra*.)

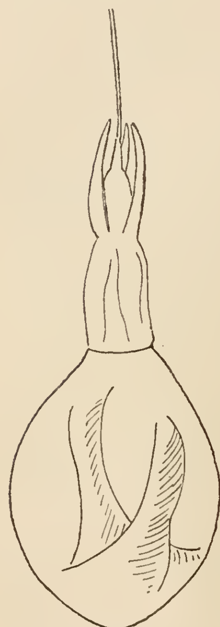


Fig. 22.
Entladene Knide mit nicht herabgefallenen Stiletten. In der eigentlichen Kapsel die Innenwand teilweise abgehoben.

Bei den Kapseln mit hochgeschlagenen Stiletten reichen die Kräfte, welche die Entladung einleiten, oft noch so weit, um den Anfangsteil des Fadens in direkte Berührung mit dem Wasser zu bringen, Voraussetzung ist nur, daß die Verbindung der Dolchspitzen miteinander gelöst wird, sonst gibt es die sogenannten Versager. Sehr häufig findet sich das Nichtherunterklappen der Stilette an Kapseln, deren Knidoblast und Periknidium durch Eintrocknen in Alk. abs. stark geschrumpft ist.

Die Quellinien des Schlauches werden nun durch das umgebende Wasser in Quellung versetzt. Dadurch, daß der jeweils schon gequollene Teil ein viel weiteres Lumen besitzt als die unveränderten Schlauchteile, werden diese ganz reibungslos in Bruchteilen einer Sekunde ausgestülpt. Dies hat Gibson (S. 35) schon 1885 durchaus richtig gesehen und abgebildet (siehe seine Fig. 6), wenn ihm auch die Bedeutung des »spiral twist« für die Umkrempelung noch unbekannt war. Eine Zeitlang nach der Explosion kollabiert der durch die Quelleisten übermäßig stark gedehnte Faden, und zwar zunächst die basalen Teile, die zuerst ausgestülpt wurden. Wir müssen jetzt noch näher eingehen auf

e) Die Eigenschaften und die Zusammensetzung des Kapselsekretes und seine Rolle bei der Entladung.

Seine Konsistenz. Das Sekret ist in der Kapsel nach JAKOBSOHN (S. 135) und WILL (a S. 10, b S. 9) in flüssigem Zustande vorhanden und nicht in gelatinösem, wie es IWANZOFF (S. 167ff.) für andre Kniden annahm. Ich habe den JAKOBSOHNschen Versuch wiederholt. Gibt man zu einer *Hydra* einen Tropfen Alkohol abs. und läßt ihn allmählich verdunsten, so explodieren die Kapseln beim Eintrocknen infolge Einschrumpfens der Knidoblasten (bei isolierten Kapseln der Kapselwand), und es treten aus dem Kapselinnern dickflüssige Tropfen aus.

Seine Labilität. Eine äußerst merkwürdige Unbeständigkeit des Kapselsekrets konnte auf folgende Weise nachgewiesen werden. Bringt man lebende Hydren auf eine Minute in konzentriertes Neutralrot, so färbt sich der Inhalt der reifen ruhenden Kniden gelbbraun, zeigt also alkalische Reaktion. Bei der Explosion entfärbt sich das zunächst noch bräunliche Kapselsekret der Durchschlagskapseln, während dasjenige aller übrigen Kapseln fuchsinrot wird, also deutlich sauer reagiert. Bringt man dagegen ein Tier $1/4$ Stunde in ein Gemisch von Karbol-Glyzerin-Neutralrot 1 : 1, so nehmen die Ruhekniden die rote Farbe an, die entladenen dagegen werden braun, hier macht auch die Penetrante keine Ausnahme. Es ist also eine völlige Umkehrung der Reaktion eingetreten. Das Sekret des Dornenstückes und die Quellinien des Fadens behalten ihre saure Eigenschaft bei; man bekommt so eine wunderschöne Doppelfärbung der entladenen Stilettkapseln. Verweilt eine *Hydra* aber etwa zwei Stunden in dem erwähnten Gemisch, dann sind sowohl ruhende als auch entladene Kniden tief fuchsinrot, fast schwarzrot gefärbt, und das Kapselsekret enthält grobe unregelmäßige Schollen. Versuche, Kapselfärbungen mit Kongorot zu erzielen, schlugen fehl, nur die explodierten Penetranten färben sich schwach gelb-rötlich, es trat also auch hier kein Umschlag in die saure Phase ein. Ebensowenig konnten die Kniden mit Lackmuslösung gefärbt werden. WILL (e, S. 23) hatte darauf hingewiesen, daß sich wohl das Sekret entladener, nicht aber das ruhender Kniden mit Fuchsin färben lasse und daraus auf eine Reaktionsänderung desselben bei der Explosion geschlossen. Diese Erklärung ist aber nicht unbedingt stichhaltig, es wäre auch möglich, daß die Schlauchwand im Gegensatz zur Kapselwand für den Farbstoff durchlässig wäre. Bei mir färbte sich übrigens auch ein Teil der Ruhekniden mit Säurefuchsin. Im übrigen erfordern die Rätsel des Kapselsekretes noch eingehende Spezialuntersuchungen.

Seine Zusammensetzung. Will nimmt an, daß das Kapselsekret ein Kolloid sei, während ihm Kühn (S. 466) entgegenhält, daß wenigstens neben dem Kolloid noch ein Kristalloid vorhanden sein müßte, da sich sonst der in der ruhenden Knide herrschende beträchtliche Überdruck nicht erklären ließe. Eine Annahme, die wohl nicht ganz zwingend ist, wie wir sehen werden. Aber ein andrer Umstand scheint diese Annahme zu fordern: das schnelle Heraustreten des im Wasser verquellenden Sekretes aus den Poren der Schlauchwand. Da hygrophile Kolloide die Zähigkeit des Wassers sehr steigern und damit im Zusammenhang nur sehr langsam die Poren eines Filters passieren (Höber S. 307), so muß die Flüssigkeit wohl in starkem Maße aus einem Kristalloid bestehen. Dies scheint nun in der Tat der Fall zu sein, der Kapselinhalt ist offenbar das Gemisch eines Kolloids und eines Kristalloids: Die disperse Phase ist anscheinend in einem Kristalloid aufgeschwemmt. Gelegentlich flockt unter Einwirkung von Chemikalien die disperse Phase bei einigen Penetranten aus, etwa bei Zusatz von 1% OsO_4, 10%iger Lösung von $CuSO_4$, Alkohol abs. usw. (Fig. 23). Die Knide ist dann angefüllt mit deutlichen Körnchen, deren Größe je nach dem Reagenz verschieden ist. Fein sind sie z. B. bei Behandlung mit Überosmiumsäure, sehr grob bei dem oben erwähnten Versuch mit langer Behandlung mit Neutralrot-Karbolglyzerin. Bei Anwendung von Magentarot findet sich bei manchen Tieren die Ausflockung in der Kapsel ebenfalls, in dem roten Kapselsekret liegen relativ große dunkelrote Körnchen.

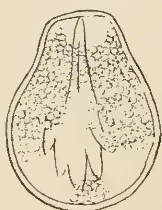


Fig. 23.
Ruhende Knide mit durch OsO_4 ausgeflocktem Kolloid.

Die Verteilung der Flocken in der Kapsel ist gewöhnlich eine ganz regelmäßige. Die Aufschwemmung des dispersen Teiles in dem Dispersionsmittel scheint in der Kapselentwicklung ziemlich spät zu erfolgen. Wenn auch auf diese nicht näher eingegangen werden soll, so möchte ich doch schon hier darauf hinweisen, daß bei Färbung lebender Hydren mit Neutralrot die unreifen Penetranten ziemlich gleichmäßig verteilt größere oder kleinere rote stark lichtbrechende Kügelchen enthalten, die immer mehr schwinden und bei völliger Kapselreife der homogenen Braunfärbung Platz machen. Bei fast fertigen Kniden reicht Hals- und Dornenstück bis zum Boden der Kapsel. Bei der völligen Reife nimmt das Volumen der Kapsel beträchtlich zu, die basale Wand entfernt sich von den inneren Kapselteilen, sodaß das Achsenstück nun etwas über die Kapselmitte herabreicht; die erwähnten Körnchen lassen sich nicht mehr nachweisen. Offenbar hat also ein Aufquellen statt-

gefunden. Das Dispersionsmittel ist wahrscheinlich von außen eingedrungen (der Inhalt unreifer Kapseln färbt sich im Gegensatz zu reifen mit Hämatoxylin z. B. sehr intensiv!). Kurz darauf muß die Kapselwand für die umgebende Flüssigkeit undurchlässig werden und nun könnte wohl der Inhalt einen erheblichen Quellungsdruck auf die Wand ausüben.

Die oben erwähnte Ausflockung des Kolloids durch Neutralrot-Karbolglyzerin ist reversibel. Sehr bald nach der Explosion treten außen am Schlauch große rote Sekretkugeln auf, die sich bald entfärben (Fig. 21). Beobachtet man eine solche Kapsel längere Zeit, so sieht man, wie ihr Inhalt wieder flüssig homogen wird und die Färbung verliert.

Bei Penetranten, die durch Magenta gleichmäßig rot gefärbt waren, ist nach der Entladung das Sekret im Halsteil ganz hellrot gefärbt, während es in der eigentlichen Kapsel viel dunkler rot ist; ganz allmählich erst findet ein Ausgleichen des Farbtones statt. Besonders schön zeigt sich diese Erscheinung bei Versagern und Kapseln mit nicht völlig ausgestülptem Schlauch. Färbt man die Kapseln tief dunkelrot, so kann man nach etwa einer halben Stunde im apikalen Teile eine deutliche Aufhellung konstatieren, die allmählich gegen die Kapselmitte vorschreitet. Kurze Zeit darauf platzen solche Kniden unter Zerreißung der Wand an einer beliebigen Stelle. Der Deckel wird niemals abgeworfen. Diese Versuche scheinen mir deutlich zu zeigen, daß hier nach Durchlässigmachung der Wand durch das Magentarot Wasser zum Kapselsekret gelangt (wird die offenbar kolloide Mittelwand nach einiger Zeit für Magentarot undurchlässig?), dessen Volumen durch die Wasseraufnahme stark vergrößert wird. Das Gleiche ist normalerweise nach Abwerfen des Deckels der Fall. Daß bei den erwähnten Versuchen keine Sprengung des Deckels erfolgt, dürfte dafür sprechen, daß eine solche durch eine Erhöhung des Innendruckes überhaupt nicht möglich ist, eine Erscheinung die nach dem oben S. 401 über die Sicherung des Deckels durch Übergreifen der Kapselwand Gesagten auch durchaus verständlich wäre. Noch auf eine andre Weise läßt sich zeigen, daß das Kapselsekret tatsächlich eine Substanz ist, die eifrig Wasser aufnimmt. Bisweilen gelingt es, durch kräftigen Deckglasdruck einige Penetranten zu zersprengen. Man beobachtet

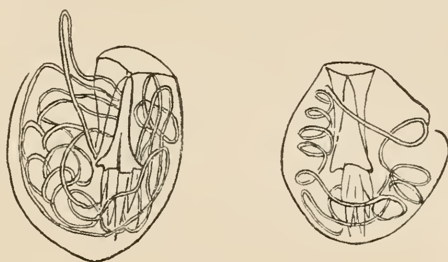


Fig. 24.
Zerdrückte Kapseln. An der Rißstelle Quellung des Kapselsekretes.

dann sehr deutlich ein Aufquellen des Kapselinhaltes an der Bruchstelle (Fig. 24). Nach einiger Zeit findet nach der völligen Mischung des Sekretes mit dem Wasser ein gleichmäßiger Rückgang der Kapselwand statt.

Da der Halsteil für Wasser undurchlässig ist, kann das Wasser bei normaler Explosion nicht durch die Kapselöffnung zu dem Sekret dringen, es geht offenbar in dem aufquellenden Ring der Mittelwand entlang durch den verdünnten Gürtel, welcher der Intima entbehrt. Dadurch würde auch der Punkt erledigt, der nach Toppe (a, S. 264) der Vorstellung vom Eindringen des Wassers so große Schwierigkeiten entgegensetzt; das Passieren durch den für Wasser undurchlässigen Halsteil. Diese Wasseraufnahme durch das Kapselsekret ist nun ganz unabhängig von dem Zustande des Kolloids. Kapseln mit Ausflockung explodieren ganz genau so wie solche mit homogenem Sekret. Dies scheint mir dafür zu sprechen, daß es sich bei der Wasseraufnahme nicht um einen einfachen Solisierungsprozeß handelt, sondern daß das Wasser in der Hauptsache durch ein ebenfalls vorhandenes Kristalloid angezogen und dieses dadurch verdünnt wird. Der Nachweis der beiden Komponenten im Kapselsekret würde besonderes Interesse gewinnen durch die Feststellungen von Richet (S. 370) an dem Sekret von *Anemonia*. Er findet es ebenfalls aus zwei Stoffen zusammengesetzt, dem Thalassin, dem nesselnden Bestandteil und dem Kongestin, dem lähmenden. Ersteres ist ein Kristalloid, letzteres ein in Alkohol fällbarer Eiweißkörper. Das Kristalloid spielt also offenbar durch Wasseraufnahme eine Rolle bei der Entladung, und zwar dürfte die Volumenvergrößerung des Kapselsekrets die Wirksamkeit der den Halsteil und besonders der den Faden ausstülpenden Kräfte wesentlich erhöhen. Da sich aber das Sekret der Ruheknide als Ganzes anscheinend nur relativ langsam mit dem Wasser mischt, so könnte auch noch eine Zeitlang nach der Explosion durch Kapillaritätswirkung ein weiterer Zustrom von Sekret möglich sein. Bei Penetranten und Streptolinen sah ich noch ziemliche Zeit nach der Entladung das Aufsteigen des Kapselinhaltes in den Faden, das Sekret wanderte aber nicht als zusammenhängende Masse, sondern in gesonderten voneinander getrennten Partieen.

Bei der Explosion springt die Kapsel als Ganzes oft ein beträchtliches Stück aus dem Periknidium hervor, wird aber dann in der Regel von der wieder eng anliegenden Hülle in der Zelle festgehalten. Solche Bilder zeigen recht deutlich die Elastizität des Periknidiums. Bei dem Festhalten der Kapsel wird es wahrscheinlich durch den Stäbchenkorb unterstützt; ich fand nämlich dessen Bestandteile bei einer Knide sehr in die Länge gezogen und auf diese Weise die emporgeschnellte wie vorher die ruhende umgeben.

Einen Stielmuskel habe ich bei den Penetranten von *Hydra attenuata* vergebens gesucht, dagegen sah ich ihn deutlich, wie ihn Ewald (Taf. I Fig. 3) abbildet, an Volventen und Glutinanten. Nach diesem Autor soll sich bei den Stilettkapseln der Muskel distal in das Lasso fortsetzen. Ich habe niemals eine Verbindung desselben mit der Stützlamelle feststellen können, es wäre aber immerhin möglich, wenn auch wenig wahrscheinlich, daß sie in allen meinen Präparaten künstlich gelöst worden wäre. Für das Festhalten der Kapsel kommt das Lasso auf keinen Fall in Betracht, selbst wenn man die Anheftung an der Stützlamelle als erwiesen annehmen wollte. An der Kapsel bzw. dem Periknidium ist es sicher nicht befestigt, wie auch Ewald ganz richtig hervorhebt (S. 314). Beim Vorschnellen der Knide wird es von seiner seitlichen Lage unter die Kapsel verdrängt, und liegt hier wie vorher in ganz regellosen Windungen (Taf. XIX Fig. 2 *L*). Wie elastisch und dehnbar der Knidoblast als solcher ist, zeigte uns ein Präparat, wo durch starken Deckglasdruck die Mutterzelle ohne die Verbindung mit der Stützlamelle zu lösen, so stark ausgezogen war, wie man es sonst nur bei den Knidoblasten der Glutinanten beobachtet. Die Zelle war ganz strichförmig und hatte etwa die Länge des halben Fadens. Schließlich werden Kapsel und Knidoblast aus der Wirtszelle ausgestoßen.

f) Der Volumenrückgang ruhender Penetranten.

Will (c) hat neuerdings die interessante Feststellung gemacht, daß das Volumen der ruhenden Knide auf die Hälfte zurückgeht, wenn man lebendfrische Präparate gegen Verdunstung geschützt etwa 24 Stunden liegen läßt, während explodierte Kapseln dabei keinen Volumenrückgang erleiden. (Ich sah den erwähnten Rückgang schon nach drei Stunden.) Unter Umständen genügt schon ein starker Druck um diese Erscheinung hervorzurufen. Ähnliches beobachtete schon vor Jahren Hadzi (b, S. 28), wenn er auch den Vorgang wohl falsch deutet: ... »wenn man dem Seewasser, in welchem sich Kniden befinden, sehr rasch viel destilliertes Wasser zusetzt, dann gehen wohl manche los, oder sie verkleinern sich um bedeutendes ohne loszugehen ...., wenn sich die Kniden längere Zeit unter einem Druck befinden (unter dem Deckgläschen gepreßt), verquillt nach einiger Zeit das Sekret ganz allmählich, die Explosion bleibt aus, das Volumen der Knide wird kleiner. Wir müssen notwendigerweise annehmen, daß das verquollene Sekret durch die gesamte Oberfläche der Sklera diffundiert ist, weil die Knide nur wenig deformiert wird.«

Bevor ich Kenntnis von Wills und Hadzis Beobachtungen hatte, war ich ebenfalls schon zu der Erkenntnis gekommen, daß man eine

gleichmäßige Volumenreduktion der Knide erzielen kann, ohne daß irgendwelche Schrumpfungen auftreten, die Kapsel also ganz intakt erscheint. In einer Serie von Tentakelpräparaten — Mazeration mit Ferrozyankalium und Einschluß in Glyzerinleim — waren die Kapseln anscheinend unverändert, die Messungen ergaben aber, daß das Volumen der explodierten und der nicht entladenen Kniden das gleiche war. Auf einfachste Weise kann man aber diesen Vorgang einleiten, wenn man zu der lebenden *Hydra* einen Tropfen Alkohol abs. zusetzt. Es tritt sofort der Volumenrückgang ein, wobei kaum eine Penetrante explodiert.

Es läßt sich also unter Umständen das Kapselsekret so ändern, daß die Knide, wahrscheinlich durch Abnahme des Quellungsdruckes als Ganzes zusammenfällt, ohne im einzelnen Schrumpfungserscheinungen zu zeigen. Will bezeichnet die von ihm beobachtete Sekretänderung nach dem Vorgang der Kolloidchemie als »Altern«, wodurch das bis dahin einphasige homogene Kapselsekret in ein zweiphasiges umgewandelt werde. An der überlebenden Kapsel sei dieser Vorgang meist nicht deutlich zu erkennen, wohl aber bei Färbung mit 1%iger Lösung von Säurefuchsin. Das Sekret zeige dann eine ausgeprägte Wabenstruktur mit farblosem Wabeninhalt, blaßroten Wabenwänden und dunkelrot gefärbten, stark lichtbrechenden Körnchen in den Knotenpunkten des Wabengerüstes (S. 517). Durch das Altern soll das Kapselsekret nach Will nicht völlig verändert sein, denn bei Zusatz von Methylenblau explodierten solche Kapseln (S. 518). Nach dem oben über die Entladung von Kapseln mit geronnenem Sekret Gesagtem kommt es hierbei offenbar gar nicht auf das Kolloid als solches, sondern auf das kristalloide Dipersionsmittel an. Leider sagt Will nichts darüber, wie sich das Volumen einer solchen Kapsel zu dem der ruhenden verhält. Ich muß hier noch etwas genauer auf einen bemerkenswerten Vorgang zurückkommen. Oben (S. 399) wurde erwähnt, daß sich bei gewissen gedrückten Kapseln das Sekret des Dornenstückes schon in der Ruheknide darstellen läßt. Besonders instruktiv sind mit Neutralrot gelbbraun gefärbte Penetranten. Findet durch Deckglasdruck die Zustandsänderung des Kolloids, die hier nicht direkt zu beobachten ist, und damit der Volumenrückgang der Knide statt, so entfärbt sich das Kapselsekret vollständig, die Wand des Dornenstückes wird dagegen jetzt für den Farbstoff passierbar, und dieser wird von den Sekretlinien vollkommen resorbiert. Dabei tritt sofort ein bemerkenswerter Färbungsumschlag ein, das vorher ungefärbte Sekret zeigt ebenso wie die Hohlräume der Stilette und Dornen eine tieffuchsinrote Färbung. In gleicher Weise vollzieht sich der Prozeß bei mit Neutralrot-Karbolglyzerin rot gefärbten Ruhekniden. —

WILL wundert sich, wie EWALD zu seinen Messungen gekommen ist, die keinen Volumenrückgang der Penetranten bei der Explosion ergaben. Die Annahme, daß er die entladenen mit durch etwa eintägiges Liegenlassen im Volumen zurückgegangenen Ruheckniden verglichen habe, ist ihm nicht recht wahrscheinlich.

Es liegt vielleicht noch eine andre Erklärungsmöglichkeit für die Differenz in den Angaben beider Autoren vor: EWALD hat eine andre Kapselart gemessen als WILL, und zwar eine, die bei der Explosion nicht an Volumen verliert. Im oberen Drittel des Mauerblattes findet sich in dicht gedrängten Gruppen bis zu etwa 20 Stück eine kleine in der Größe recht konstante Form der Penetranten, die ich als makrostyle

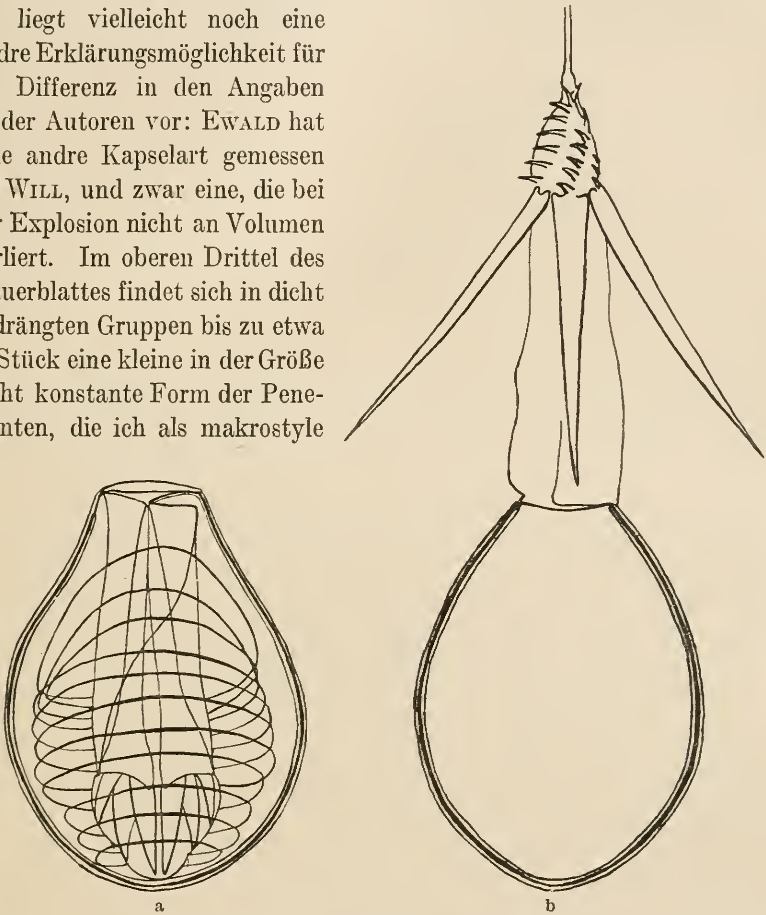


Fig. 25.
Ruhende und entladene »Makrostyle«.

Penetrante bezeichnet habe (c, S. 214), weil bei ihr der Dornenapparat (Stilette + Dornenstück) nicht nur bis etwas über die Mitte, sondern bis auf den Boden der ruhenden Kapsel hinabreicht, im Vergleich zu ihr also sehr groß ist. Die Aufwindungsweise des Fadens ist eine etwas andre als bei der Tentakelpenetranten; die Schlingen gehen fast bis zum Apex der Knide (Fig. 27a). Ihre Größe beträgt im Durch-

schnitt etwa 17 × 13,5 μ. Bei der Explosion ändert sich das Volumen der Kapsel gar nicht oder ganz unbedeutend. Der Halsteil erscheint im Verhältnis zur Kapsel sehr schlank (besonders gut auch an Versagern zu sehen Fig. 25b). Messungen frischer Kapseln ergaben folgendes Bild:

»Makrostyle« Penetranten vom Körperstamme gemessen mit Leitz 1/12 Immersion und Zeiss-Okular 4, t = Teilstrich des Okularmikrometers.

Hydra attenuata.

In Ruhe	Entladen
8 × 6 t	7,5 × 5,5 t
8 × 6 »	7,5 × 6 »
7,5 × 6 »	7,5 × 5,5 »
8 × 7,5 »	8 × 6,75 »

Pelmatohydra oligactis.

In Ruhe	Entladen
7,5 × 5,5 t	7 × 5,5 t
7,5 × 5,5 »	7 × 5,5 »
8 × 5,5 »	8 × 5,5 »

Wie haben wir nun diese Kapseln zu bewerten? Nussbaum (S. 299) hat sie vielleicht schon vor sich gehabt und sie für jugendliche Kniden gehalten. Gegen diese Ansicht schien mir ihre Explosionsfähigkeit bei Druck und Zusatz von Chemikalien zu sprechen. Nachdem ich aber bei Hadzi (b, S. 22) las, daß selbst noch wandernde Kapseln schon losgehen können, bin ich jetzt ebenfalls davon überzeugt, daß es sich bei einem Teile dieser Kniden tatsächlich um keine besondere Kapselart handelt, sondern nur um jugendliche Exemplare, und zwar sind unter ihnen, wie die Färbung mit Neutralrot zeigt, solche, die sich von den völlig reifen nur durch die erwähnten anatomischen Merkmale, nicht aber durch die Färbbarkeit ihres Sekretes unterscheiden. Eine andre Möglichkeit wäre die, daß es sich zum Teil um »nicht abgeholte«, d. h. um Kniden mit überaltertem Sekret handle. Hierfür könnte sprechen, daß diese einen ähnlichen Anblick des Stilettapparates zeigen, wie schon aus dem Willschen Photogramm 4b auf S. 513 zu ersehen ist, obwohl er von dem durch die Zusammenziehung der Kapselwände vorgetäuschten Herabrücken der Spitzen nichts erwähnt. Bei *Hydra attenuata* und *Pelmatohydra oligactis* sind auch bei Vermeidung jeden Druckes, der eine Ausflockung des Kolloids hervorrufen könnte, die »Makrostylen« in vollkommen frischen Präparaten zu erkennen und leicht von gewöhnlichen in ihrer Nähe liegenden Penetranten zu unterscheiden. Mit Sicherheit habe ich nun bei einigen dieser Makrostylen ein Knidozil nachweisen können, es handelt sich also bei ihnen um reife Kapseln. Es ist daher sehr leicht möglich, daß sie Kniden darstellen, die keine Gelegenheit zur

Explosion hatten. Von besonderem Interesse ist jedenfalls, daß sie ohne Volumenverringerung sich entladen, während sie bei Magentarotfärbung sehr deutlich die Verdünnung des Kapselsekretes erkennen lassen.

Für diese Kniden kommt jedenfalls die Elastizität der Kapselwand als Entladungsursache nicht in Betracht, hier genügen allein die Quellung der Mittelwand und die Wasseraufnahme des Kapselsekretes. Solche »makrostyle« Penetranten hat nun wahrscheinlich Ewald für seine Messungen benutzt, sie bieten sich dafür auch besonders dar durch ihre dicht gedrängte Lage und die Größenkonstanz, unerklärt würde dabei allerdings bleiben, weswegen er auch bei den Glutinanten keinen Volumenrückgang feststellen konnte. Oder sollte der Autor nach konserviertem Material gemessen haben?

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß für die eigentliche Entladung von ausschlaggebender Bedeutung sind: in der ersten Phase die Quellung der Mittelwand und die Wasseraufnahme durch das Kristalloid, daneben der Volumenrückgang der Kapsel und für die zweite Phase die Quellung der Willschen Sekretlinien auf dem Faden.

g) Die Wirkung der entladenen Penetranten.

Die Penetranten in den Tentakeln stehen in Beziehung zum Beutefang, während die am Mauerblatt wohl als Abwehrwaffen aufzufassen sind. Über ihre Wirkungsweise haben uns besonders Toppe (b) und Herwerden unterrichtet. Berührt ein Tier mit relativ glatter großer Oberfläche die Knidozile der Penetranten, so explodieren diese; und da jeder Entladungsstift ungefähr so lang ist wie der Stilettapparat, so muß dieser bei seiner Ausstülpung auf die Beute treffen. Durch die drehende Bewegung bei der Entladung werden die zusammengelegten Stilette in die Kutikula eingebohrt (gegen Tiere mit weicher Oberfläche z. B. Planarien sind sie wirkungslos, vgl. Wilhelmi S. 478) und verursachen rein mechanisch eine Wunde. Dieses Eindringen in die Kutikula wurde schon 1842 von Doyère (S. 432) klar erkannt. Das infolge der Wasseraufnahme nachdrängende Kapselsekret bringt durch Druck gegen die Stilettbasis die Dolche zum Herabklappen und das Dornenstück zur Umkrempelung, wodurch die geschlagene Wunde stark vergrößert wird. Hört nun die Wirkung der bohrenden Dornen auf, »so macht sich in dem Moment der beginnenden Umkrempelung des Fadens in die Wunde ein gewisser Widerstand bemerkbar, der die Kapsel mit dem Stilettapparat aus der Delle heraushebt« (Toppe b, S. 802). Dieser Rückstoß erfährt hauptsächlich dadurch eine Hemmung, daß das ausfließende Schlauch- oder

Kapselsekret infolge seiner klebenden Eigenschaften den Faden in der Wunde verfestigt. Sekret, das wahrscheinlich enzymatisch wirkt — ich denke am ehesten an dasjenige des Dornenstückes — löst das Chitin zu einer bröckligen Masse auf und bahnt so dem Faden einen Weg zu den Weichteilen des Tieres[1]).

Hier wird der gewöhnlich nur zu einem kleinen Teile ausgestülpte Faden durch den starken Widerstand des weichen Gewebes von der geraden Richtung abgelenkt. Da offenbar schon im nicht ausgestülpten Faden ein kolloidales stark quellbares Sekret vorhanden war, so muß dieses sofort bei der Umkrempelung in die Wunde des Tieres gelangen und könnte es lähmen. Später würde dann weiteres aus der Kapsel stammendes Sekret nachströmen und durch die Poren aus dem Schlauch herausfließen. Murbach (S. 230) scheint es sogar wahrscheinlicher, anzunehmen, »daß das in dem eingestülpten Schlauchlumen enthaltene Sekret, welches beim Ausstülpen nach außen kommt, sowohl klebrige wie auch giftige Eigenschaften hat, das in der Kapsel enthaltene Sekret dagegen weder giftig noch klebrig ist, sondern nur dazu dient, hydrostatisch zu wirken«.

Oftmals bleibt auch der Faden im Chitin stecken, ohne die Weichteile zu erreichen. Dringt er in diese ein, so kann nach Toppe nur dann eine augenblickliche Lähmung der Beute eintreten, wenn das Sekret auf einen Muskel oder Nerv ausgespritzt wurde (b, S. 802). Toppe schätzt deshalb die Giftwirkung des Sekretes sehr gering ein und glaubt in der Hauptsache an eine mechanische Funktion der Penetranten, die eine innige Verklebung zwischen Tentakel und Opfer herstellten und so den Polypen, nach Heranbringung des Armes an die Mundöffnung, langsamem Überfließen des Beutetieres und Einpressen in den Körperhohlraum, die Aufnahme der Nahrung ermöglichte. Diese Bewegungen werden offenbar ausgelöst durch die Leitung des von den Tentakelsinneszellen aufgenommenen Reizes längs des Fangarmes zu dem in der Umgebung der Mundöffnung mächtig entwickelten Nervenplexus (Hadzi c, S. 32).

Toppes Auffassung der Wirkungsweise der Penetranten ist offenbar nicht ganz richtig. Ganz abgesehen von der mächtigen lähmenden Wirkung der Kapseln bei manchen marinen Knidariern, ist sie auch für *Hydra* zu einseitig. Herwerden (S. 414) beschrieb die Wirkungsweise der Kniden auf eine *Daphnia* sehr gut: »Wie könnte man einen besseren

[1]) Bei dünnen Kutikularbildungen dürfte allein schon die Stoßkraft des Stilettapparates genügen, um den Faden bis ins Innere der Beute gelangen zu lassen, hierfür spricht eine Beobachtung von Cuénot (S. 88 Fig. 4), der bei *Berghia* die Durchbohrung einer entladenen Knide durch eine andre sah.

Eindruck einer Giftwirkung auf das Herz erlangen, als durch den Anblick des Herzstillstandes innerhalb zwei Minuten nach der leisesten Berührung eines Polypententakels? Ein bloßer Strich dieses Tentakels der ventralen Körperseite entlang genügt nach momentaner Frequenzzunahme das Herz zum Stillstand zu bringen, während die Antennen durch das Gift in zitternde Bewegung geraten, bis nach einigen Augenblicken die *Daphnia* regungslos daliegt. Vielleicht läßt sich einmal unter günstigen Umständen der Versuch durchführen, Penetranten mit denaturiertem Kapselkolloid auf ein Beutetier wirken zu lassen. Wenn das Kapselsekret von *Hydra* ähnlich zusammengesetzt ist wie das der Aktinien, so wäre zu erwarten, daß nach Ausschalten des kolloidalen Kongestins die Lähmung der Beute ausbleiben würde. Vielleicht gibt eine Bemerkung Herwerdens schon einen Hinweis auf solche Versuche. Bei etwa $^1/_2$stündiger Überführung von Hydren in ein 0,005%ige Zyankaliumlösung, die wohl ebenso wirkt wie Sauerstoffentziehung (vgl. Drewzina und Bohn), werden die Tentakel eingeschmolzen. Bringt man die Tiere dann in frisches Wasser zurück, so bilden sich die Tentakel wieder (Herwerden a, S. 715). Diese Polypen sollen nun nicht mehr im Stande sein, eine Beute zu überwältigen (b, S. 440).

Von großer Wichtigkeit ist noch folgende Feststellung der holländischen Forscherin, die die leichte Diffusion des sauer reagierenden Giftes durch den Körper zeigt und damit darlegt, daß keineswegs ein unmittelbares Auftreffen des Schlauches auf Muskeln oder Nerven zur schnellen Lähmung notwendig ist, wie es Toppe will.

Legt man eine *Daphnia* einige Stunden in Neutralrot und dann in reines Wasser, so ist der Darm schwach rosa gefärbt. Kommt nun ein so behandeltes Tier mit der *Hydra* in Berührung, so sieht man zur Zeit, wenn das Herzgift zu wirken anfängt, den Darminhalt des Wasserflohes durch das saure Gift purpurrot gefärbt. Ich habe die Versuche mit verdünntem Neutralrot (1%) wiederholt, die Reaktion ist oft sehr deutlich, in andern Fällen aber nicht so klar. (Kongorot versagt leider auch hier.) Es wäre auch möglich, daß es sich um eine indirekte Wirkung des Giftes auf die Darmflüssigkeit handelt. Wie wir oben gesehen haben, ließ sich keine saure Eigenschaft des Sekretes der normal explodierten Penetrante mit Neutralrot nachweisen. Immerhin wäre ja möglich, daß es im Körper des Tieres eine Reaktionsänderung erführe.

Was hat nun der so außerordentlich lange Faden der Kapsel für eine Bedeutung, wenn er im lebenden Gewebe wohl nie auch nur zur halben Ausstülpung kommt?

Die Fäden der Penetranten, die schräg auf die Kutikula auftreffen, werden ganz ausgeschleudert, legen sich der Oberfläche der Beute dicht

an und stellen auf diese Weise ebenfalls eine Verbindung zwischen der *Hydra* und ihrem Opfer her! Ähnliches hat schon Nussbaum gesehen (S. 302).

Mögen auch einige Penetranten aus dem Zellverband der *Hydra* herausgerissen werden, die verbleibende Zahl ist groß genug, die Nahrung festzuhalten, und hierbei spielt die Klebwirkung sicher keine geringe Rolle. Lähmung und Fesselung der Beute sind also die Aufgaben der Penetranten.

4. Nesselkapselähnliche Bildungen im Tier- und Pflanzenreich.

Ich kann es mir nicht versagen, hier noch ganz kurz auf die nesselkapselähnlichen Bildungen einzugehen und zu zeigen, wie man etwa die Nesselkapseln von Drüsenzellen ableiten könnte.

Die Ähnlichkeit der Polkapseln der Knidosporidien mit echten Kniden ist ja bekannt, sie geht aber noch viel weiter als man gewöhnlich annimmt. In jeder Spore kommt nur eine Art von Kapseln vor, die aber artcharakteristisch ist. Ihre Funktion nach dürften sie Glutinanten, d. h. Klebkapseln sein, und ihnen gleichen sie gewöhnlich auch im Bau. Wir haben hier wie bei den Süßwasserpolypen zylindrische und birnenförmige Kapseln, solche mit quergewundenen und — selten — solche mit längsgewundenen Faden (Gattung *Sphaeromyxa*, siehe Auerbach Fig. 59). Nach der Entladung finden wir sowohl das Bild der Streptolinen als auch das der Stereolinen. Andere Polkapseln zeigen eine Verkürzung des Fadens, so daß in der Ruhe ein Bild der Fadenaufwindung ähnlich dem der Volvente zustande kommt. (*Sphaeractinomyxon stolli* Caull. et Mesnil, siehe Auerbach Fig. 80.) Ja selbst Kapseln, welche eine Differenzierung auf den Typus der Penetrante hin erfahren haben, kommen z. B. bei *Ceratomyxa drepanopsettae* Aw. vor, wo die Sporen eine birnenförmige Kapsel besitzen, in der sich die Fadenschlingen um eine Art Achsenkörper winden (Awerinzew Taf. VII Fig. 30).

Den Polkapseln der Knidosporidien sehr ähnlich sind anscheinend diejenigen der Nemertinen (vgl. die Abildung der Kapseln von *Cerebratulus urticans* Müller und *Micrura purpurea* Dalyell bei Martin S. 265). Allen diesen Gebilden ist gemeinsam, daß sich schon bei der ruhenden Kapsel die Wand in einen präformierten Faden fortsetzt. Dieses wesent-Merkmal teilen sie mit den Kniden der Coelenteraten. Wie weit die Ähnlichkeit im einzelnen geht, müssen weitere Arbeiten lehren[1]). Leider

[1]) Zwar entwickeln sich bei den Nemertinen in einem Knidoblasten mehrere Kapseln (Martin b, S. 264), doch beobachtete Bedot (a, Taf. III Fig. 25) die Bildung zweier Kapseln in einer Mutterzelle auch bei *Physalia*.

scheinen keine eingehenden Untersuchungen über die Kapseln der Nemertinen vorzuliegen (vgl. das darüber bei Bürger S. 212 Gesagte). Vielleicht wäre aber gerade hier eine Ableitung dieser Gebilde von andern neben ihnen vorkommenden Drüsen- und Stäbchenzellen möglich.

Den echten Kapselzellen an Kompliziertheit anscheinend nicht nachstehende, aber nach etwas andrem Prinzip gebaute Elemente sind die »Knidozysten« der *Peridinee Polykrikos* (vgl. Chatton). Die sonst noch im Tierreich vorkommenden knidenähnlichen Gebilde — Pseudokniden nach Martin — bei *Epistylis*, gewissen Turbellarien, einer *Appendicularie* (*Fritillaria urticans* Fol. S. 480) sind viel einfacher gebaute Organelle, ohne vorgebildeten Faden, bei denen sich ein Inhaltskörper bei der Entladung auszieht, ähnlich wie bei den Trichozysten.

Sehr interessant war mir ein Hinweis von Herrn Geheimrat Correns auf pflanzliche Bildungen, die eine entfernte Ähnlichkeit mit Nesselkapseln besitzen, nämlich die Epidermiszellen des Samens gewisser Lythraceen, bei denen von einer Art Deckel der Außenwand ein vielfach gewundener Faden ins Innere vorspringt, der aus einer dichteren Hüllschicht und einer stärker quellbaren Füllmasse besteht. Bei Befeuchtung klappt der Deckel ab, der Schlauch wird nach außen umgestülpt, und die klebrige Füllmasse gelangt auf seine jetzige Oberfläche (Correns S. 144ff.).

5. Hypothetische Ableitung der Nesselzellen von Drüsenzellen.

Die Knidoblasten sind histologisch offenbar in die Gruppe der Drüsenzellen einzureihen, und hier könnte man sie wiederum wohl zu den holokrinen Drüsen Ranviers stellen, bei denen der Sekretionsprozeß mit dem Untergang der Zelle zusammenfällt.

Wenn wir uns eine Vorstellung davon machen wollen, wie sich so eigenartige komplizierte Zellprodukte wie die Nesselkapseln herausbilden könnten, so geben uns besonders die Turbellarien gewisse Anhaltspunkte. Hier finden wir alle Übergänge von körnigen Sekreten über die sogenannten Pseudorhabditen bis zu den Rhammiten, Stäben mit hyaliner Rinde und körniger Innenschicht (Fig. 26, 1—3). »Je länger sie sind, desto auffallender ist die Art, wie sie innerhalb des Epithels Platz finden, geschlängelt, in Schleifen gelegt, spiralig gerollt . . .« (v. Graff a, S. 55 Taf. XXXIX Fig. 8). An sie schließen sich die Sagittozyten der Acoelen an, deren geformtes Sekret aus einer Membran mit flüssigem Inhalt besteht, in dem eine starre, scharfspitzige Nadel enthalten ist (Fig. 26, 4). Indem das distale Ende der Membran platzt, wird die Nadel mitsamt einem Teil des flüssigen Inhaltes ausgestoßen (v. Graff

S. 1916 und 2042). Ein weiteres Stadium wäre etwa eine dünne Theka, in der als geformtes Sekret ein langer, in der Ruhe spiralig aufgewundener massiver Faden liegt, der bei der Explosion ohne Umkrempelung ausgestoßen würde. (Eine solche Bildung liegt nach Bedot b, S. 534 in den von ihm Spirozysten genannten dünnwandigen Kapseln der Aktinien vor, während es sich nach Will (a) bei ihnen um Klebkapseln von normalem Bau handelt.) Denken wir uns nun, daß der zentrale Teil des Fadens eines solchen hypothetischen Stadiums bis auf gewisse Leistenbildungen auf der Innenseite der stehenbleibenden Schicht verflüssigt wird und der so entstehende Schlauch mit dem distalen Ende der durch Wandverdickung entstehenden Kapsel verwächst, so haben wir eine Knide vor uns, deren Faden bei der Explosion umgestülpt wird.

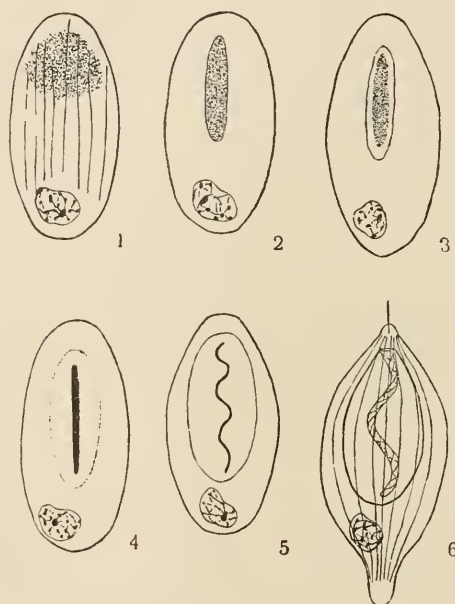


Fig. 26.
Hypothetische Entstehung einer Nessel- aus einer Drüsenzelle. Näheres im Text.

Der Deckel tritt dann als sekundäre Bildung hinzu. Unter den Polkapseln, bei denen z. B. bei *Sphaeromyxa hellandi* Auerb. mit größter Sicherheit die direkte Fortsetzung des Fadens in die Kapsel und seine Umstülpung bei der Entladung festgestellt werden kann (Auerbach S. 20), scheinen diejenigen von *Myxobolus pfeifferi* Th. ein interessantes Entwicklungsstadium darzustellen. Bei ihnen enthält die allseitig geschlossene Kapsel einen gewundenen Faden, der mit ihr noch nicht in fester Verbindung zu stehen scheint und sich nach der Explosion von der Kapsel loslöst (Keysselitz S. 263 und Fig. C und D).

Die Kapseln der Nemertinen sind in andrer Hinsicht bemerkenswert. Beobachtungen von Martin (b, S. 264/265) an *Micrura* scheinen zu zeigen, daß sogar ein wohlausgebildeter an der Kapsel sitzender Nesselfaden noch eine eigentümliche an Sekret erinnernde Beschaffenheit haben kann. Hier schwillt nämlich nach der Explosion der Faden stark an und schwindet dann völlig.

Die Ableitung der so verschiedenartig differenzierten Penetranten (und ebenso der Volventen) von einfachen Kapseln wie den Glutinanten, dürfte keine allzu großen Schwierigkeiten machen. Ein Punkt im Bau der Penetranten dürfte gegenüber den Klebkapseln einen primitiven Zustand darstellen: das Vorhandensein von Quelleisten auf dem Faden gegenüber den einzelnen Härchen der Glutinanten. Sonst sind diese Kapseln aber wahrscheinlich nicht nur ihrem Bau, sondern auch ihrer Funktion nach die ursprünglicheren, nimmt doch auch Hadzi (d, S. 10) an, daß die Urformen der Hydroiden kriechend waren.

Die Stäbchenbildungen im Knidoblasten, besonders auch das Knidozil, könnte man wohl auf ein ursprünglich parallel zur Längsachse gerichtetes System von gleichartigen Stützfasern auffassen (Linom im Sinne Schneiders b, S. 12ff., vgl. etwa seine Fig. 6 von den Bildungszellen des Periostrakums von *Arca noae*, im Schema Fig. 26 nur bei 1 angedeutet). In dieser Hinsicht bieten Knidoblasten von *Physalia* und *Syncoryne*, wie sie Will (b, S. 17 und Taf. II Fig. 3) abbildet, sehr lehrreiche Bilder.

Die Entstehung und Wanderung der Kniden in interstitiellen Zellen ist wohl sicher eine sekundäre Erscheinung, die nicht schwer ins Gewicht fällt, man könnte hier vielleicht die Bildung gleichartiger geformter Sekrete, der adenalen und dermalen Rhabditen im mesodermalen und ektodermalen Gewebe bei Turbellarien heranziehen.

Erwähnen möchte ich schließlich noch, daß das eine der in der Nesselkapsel enthaltenen Sekrete, das juckreizauslösende Thalassin, nicht spezifisch für die Nesselkapseln ist, sondern sich nach Richet (S. 374) auch in andren Meerestieren etwa *Crangon* oder *Mytilus* findet.

Frl. E. v. Bruchhausen spreche ich für die mühevolle Anfertigung der großen Mehrzahl der beigegebenen Abbildungen nach sehr zahlreichen Skizzen meinen besten Dank aus.

Literaturverzeichnis.

Auerbach, M. Die Knidosporidien. Leipzig 1910.

Awerinzew, S. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae mihi, Arch. f. Protistenk. 14. 1909, S. 74—112.

Bedot, M. a) Recherches sur les cellules urticantes. Rec. Zoolog. Suisse, I. Ser. 4, 1888, S. 51—70.

—— b) Note sur les cellules urticantes. Rev. Suisse de Zool. I. Ser. 3, 1895/96, S. 533—539.

Boecker, Eduard. Zur Kenntnis der Hydra oxycnida. Zoolog. Anz. 52, 1921, S. 97—100.

Brückner, Erich. Beitrag zur Kenntnis von Perigonimus cidaritis und Gemmaria implexa var. neapolitana Hargitt. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 111, 1914, S. 445—505.

Bürger, Otto. Nemertini in Bronns Kl. und Ordn. des Tierr. 4. Suppl. 1897—1907.

Chatton, Edouard. Les cnidocystes du Peridinien Polykrikos Schwartzi Bütschli. Arch. de Zool. exp. et gen. 54, 1914, S. 157—194.

Correns, C. Über die Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima. Ber. deutsch. bot. Ges., 10, 1892, S. 143—152.

Cuenot, L. L'origine des nematocystes des Eolidiens. Arch. Zool. et gen. 4. ser. 6, 1907, S. 73—102.

Doyere. Note sur quelques points de l'anatomie des Hydres d'eau douce. C. R. Ac. Sc. Paris, 15, 1842, S. 429—432.

Drzewina, A. et Bohn, G. a) Phénomènes de reduction et d'activation chez les hydres, à la suite des variations de la teneur de l'eau en oxygène. C. R. Séanc., Soc. Biol. 79, 1916, S. 429—431.

—— b) Attenuation des effets nuisibles, de l'asphyxie sur les hydres avec la duree du traitement Ibid. S. 431—434.

—— c) Production experimentale d'hydres doubles. Ibid. S. 507—512.

Ewald, August. Über den Bau, die Entladung und die Entwicklung der Nesselkapseln von Hydra und Porpita mediterranea. Verh. natur. med. Ver., Heidelberg, 13, 1915, S. 303—354.

Fol, Hermann. Etudes sur les appendiculaires du détroit de Messine. Mem. Soc. Phys. et d'hist. nat. Genève, 21, 2, 1872, S. 480.

Gibson, R. J. Harvey. Observations on the Nematocysts of Hydra fusca. Proc. Lit. and Phil. Soc. Liverpool 39, 1885, S. 29—38.

Glaser, O. C. and Sparrow, C. M. The Physiology of Nematocysts. Journ. exp. Zool. 6, 1909, S. 361—382.

Graff, L. von. a) Monographie der Turbellarien II. Tricladida terricola. Leipzig 1899.

—— b) Turbellaria I, Bronns Cl. und Ordn. des Tierr. 1904—08.

Grenacher, H. Über die Nesselkapseln von Hydra. Zoolog. Anz. 18, 1895, S. 310—321

Haase, Egmont. Versuche über Verdauung und Selbstverdauung bei Coelenteraten, Fermentforschung 1, 1916, S. 437—464.

Hadži, Jovan. a) Vorversuche zur Biologie von Hydra. Arch. f. Entwicklungsmech. 22, 1906, 38—47.

—— b) Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. Arb. Zool. Inst. Wien, 17, 1909, S. 1—30 (65—94).

——c) Über das Nervensystem von Hydra. Ibid. S. 1—44 (225—268).

——d) Kladogonie der Hydroiden und Stologonie im allgemeinen. Ac. Sc. Arts des Slaves du Sud de Zagreb. Bull. trav. Cl. Sc. math. et nat. Zwezak 11 i. 12. Zagreb. 1919, S. 1—30.

Herwerden, M. A. van. a) La resistance des cellules de divers âges à l'empoissonnement par la cyanure de potassium. Arch. neerl. de Phys. 2, 1918, S. 715—720.

—— b) Ein einfacher Versuch für das phys. Praktikum, Zentralbl. f. Physiol. 34, 1919/20, S. 413—414.

Höber, Rudolf. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Aufl. Leipzig und Berlin 1914.

Jakobsohn, A. Die Nesselzellen. Arch. f. Naturg. A. 78, 8, 1912, S. 111—144.

Jickeli, C. F. Der Bau der Hydroidpolypen I. Morph. Jahrb. 8, 1883, S. 373—416.

Iwanzoff, N. Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. Bull. Soc. Imp. des Natur. de Moscou, 1896, S. 95—161 und 323—354.

Keysselitz, G. Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi Th. I. Teil. Arch. f. Protistenk. 11, 1908, S. 252—275.

Kudo, Rokusakuro. Experiments of the extrusion of polar filaments of Cnidosporidien Spores. Journ. of Parasitology 1918.

Kühn, Alfred. Coelenterata in Bronns Cl. und Ordn. des Tierr. 1914—1916, S. 431ff.

Lipin, A. Die Morphologie und Biologie von Polypodium hydriforme Uss. Zool. Jahrb. Anat. 31, 1910/11, S. 317—426.

Martin, C. H. a) Some observations an Acinetaria 3. The dimorphism of Ophyodendron. Quat. Journ. Micr. Sc. 53, 1909, S. 629—664.

—— b) A note on the ocurrance of nematocysts and similar structures in the various groupes in the animal kingdom. Biol. Zentralbl. 34, 1914, S. 248—273.

Murbach, Lewis. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. f. Naturg. A, 60, 1894, S. 217—252.

Nussbaum, M. Über die Teilbarkeit der lebenden Materie II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikr. Anat. 29, 1887, S. 265—366.

Prowazek, S. von. Fluorescenz der Zelle. Zool. Anz. 42, 1913, S. 376.

Richet, Charles. Notizen über Thalassin. Arch. f. d. ges. Physiol. 108, 1905, S. 369 bis 388.

Roskine, G. La structure des prolongements musculaires de la cellule epithelio-musculaire de l'hydra. C. R. Soc. Biol. 80, 1917, S. 365—366.

Schneider, Karl Camillo. a) Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Arch. mikr. Anat. 35, 1890, S. 321—379.

—— b) Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

Schuberg, August. Einführung in die Technik des Zoolog. Laboratoriums. I. Leipzig 1910, S. 381.

Schulze, Paul. a) Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung Hydra. Arch. f. Biontol. 4, 2, 1917, S. 33—119.

—— b) Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra. S. B. Ges. nat. Freunde, Berlin 1918, S. 252—277.

—— c) Die Hydroiden der Umgebung Berlins mit besonderer Berücksichtigung der Binnenlandformen von Cordylophora lacustris Allm. Biol. Zentralbl. 41, 1921, S. 211—237.

—— d) Bestimmungstabelle der deutschen Süßwasserhydrozoen. Zool. Anz. 54, 1922. S. 21—26.

Toppe, Otto. a) Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier 1. Zool. Jahrb. Anat. 29, 1910, S. 191—280.

—— b) Über die Wirkungsweise der Nesselkapseln von Hydra. Zool. Anz. 33, 1908/09, S. 798—805.

Wagner, G. On some movements and reactions of Hydra. Quat. Journ. micr. Sc. 48, 1904, S. 585—622.

Wilhelmi, Julius. Einige biologische Beobachtungen an Süßwassertrikladen. Zoolog. Anz., 45, 1915, S. 478.

Will, Ludwig. a) Über das Vorkommen kontraktiler Elemente in den Nesselzellen der Coelenteraten. (S. B. und Abh. Ges. Rostock. Neue Folge.) 1909, S. 1—20.

—— b) Die Klebkapseln der Aktinien und der Mechanismus ihrer Entladung. Ibid. 1909, S. 1—39, Separat bei H. Warkentien.

—— c) Die sekretorischen Vorgänge bei der Nesselkapselbildung der Coelenteraten. Ibid. 2, 1910, S. 1—41.

—— d) Kolloidale Substanz als Energiequelle für die mikrosk. Schußwaffen der Coelenteraten. Abh. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Phys. math. Klasse. Einzelausg. Berlin 1914, S. 3—28.

—— e) Die Volumenreduktion der Nesselkapseln bei der Explosion und infolge Alterns. Anat. Hefte 1. Abt. 171—172. Heft, 57, 1919, S. 485—543.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Knidoblast mit ruhender Kapsel. *K* Knidozil, *R* Ring der Knidozilröhre, *Kr* Knidozilröhre mit Stäben, *W* Widerlager der Knidozilbasis, *Dst* Deckelstäbe, *Pk* Periknidium, *L* Lasso, *Stk* Stäbchenkorb, *Ke* Kern.

Fig. 2. Knidoblast mit entladener Knide. *Kr* Rest der Knidozilröhre, *W* die Widerlager des Periknidiums, *L* Lasso. Der Stäbchenkorb ist fortgelassen.



Referate.

WODSEDALEK, J. E. Studies on the cells of cattle with special reference to spermatogenesis, oogonia, and sex-determination. Biol. Bull., Vol. XXXVIII. 1920. p. 290—317, with 5 plates.

Die Struktur des Stierhodens ist ähnlich wie bei anderen Säugetieren (Pferd, Schwein), deren Spermatogenese Verf. früher beschrieben hat. Größe und Zahl der interstitiellen Zellen sind wie beim Pferd gering (im Gegensatz zum Schwein). Die Geschlechtszellen sind beim geschlechtsreifen Stier in allen Stadien der Entwicklung vorhanden, Spermatogonien, Spermatozyten erster und zweiter Ordnung, Spermatiden und Spermatozoen. Auch die Spermatogenese verläuft im wesentlichen ähnlich wie bei Pferd und Schwein, Verf. beschränkt sich in seiner Darstellung deshalb in der Hauptsache auf die Mitteilung seiner Beobachtungen betreffend die Chromosomenzahlen.

Jede Spermatogonie weist im Ruhestadium einen großen herzförmigen »Nukleolus« auf. Bei der Mitose treten 37, in vielen Fällen ohne Schwierigkeit zählbare Chromosomen auf. Von diesen sind 36 Autosomen, die in Form und Größe etwas verschieden sind. Das Geschlechtschromosom ist viel größer und dreieckig oder herzförmig — es entspricht dem »Nukleolus« der Ruhekerne. Auch in den Spermatozyten bewahrt das X-Element seine Form. Die Art der Paarung der Autosomen konnte nicht mit Sicherheit konstatiert werden. Jedenfalls findet eine Pseudoreduktion statt. Bei der ersten Reifungsteilung kommt das X-Chromosom an einen Pol, sodaß eine Zelle mit 18 Chromosomen und eine mit 18 + X entsteht. Nachdem die Dyaden an die Pole gelangt sind, vereinigen sich die Chromosomen (Autosomen) paarweise; es kommen auf diese Weise doppelwertige Dyaden zustande, ein Verhalten, das bei Säugetieren öfters zu beobachten ist. Ohne Dazwischentreten eines Ruhestadiums schließt sich an die erste Reifungsteilung die zweite an, die für das X-Chromosom äquationell ist. Das Ergebnis ist also: 2 Spermatiden mit 9 Doppelchromosomen, 2 mit 9 + X.

Die reifen Spermatozoen zeigen eine beträchtliche Größenvariation. Genaue Messungen von 600 Spermien ergaben eine gleichmäßige zweigipfelige Variationskurve, die darauf hinweist, daß zwei Sorten von Spermien vorhanden sind. Verf. nimmt an, daß die größeren die weibchenbestimmenden (mit X-Chromosom), die kleineren die männchenbestimmenden (ohne X) sind.

Die Ovogonien enthalten zwei große »Nukleolen«, von denen jeder dem »Nukleolus« der Spermatogonien entspricht. Die Zahl der Autosomen beträgt wie in den Spermatogonien 36.

Zur Untersuchung embryonaler Somazellen dienten die verschiedensten Organe (Gehirn, Lunge, Leber, Wolffscher Körper, Niere, Darm). Die besten Resultate lieferte das Gehirn. Bei männlichen Embryonen war die Chromosomenzahl immer 37, bei weiblichen 38. Embryonen, deren Geschlecht morphologisch noch nicht zu erkennen war, konnten auf diese Weise als männlich oder weiblich diagnostiziert werden. Selbst wenn die Autosomen nicht gezählt werden konnten, gaben doch die viel größeren und in der Einzahl oder doppelt vorhandenen Geschlechtschromosomen sicheren Aufschluß. Verf.

betont aber wiederholt, daß trotz der hohen Zahl die Zählungen im allgemeinen keine Schwierigkeiten bieten, wofür auch die sehr klaren Abbildungen sprechen.

Die einzige bisher vorliegende Beobachtung über geschlechtsgebundene Vererbung beim Rind (Vererbung der schwarz-weiß Färbung bei der Ayrshire-Rasse nach den Untersuchungen von Wentworth) steht in Einklang mit diesen zytologischen Feststellungen. **Nachtsheim.**

Hertwig, Paula. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. Eine experimentell cytologische Untersuchung. Arch. f. mikr. Anat. Festschr. f. O. Hertwig. 1920. p. 1—35, mit 1 Taf.

In einer bereits $1^1/_2$ Jahre geführten Kultur der normalerweise im Cölom und in den Nephridien von *Lumbricus terrestris* schmarotzenden *Rhabditis pellio* traten plötzlich Weibchen auf, die nach Begattung immer nur Weibchen erzeugten, während bis dahin das Geschlechtsverhältnis in der Kultur ungefähr wie 1 : 1 gewesen war. Da die weibchenerzeugenden Weibchen diese Eigenschaft auf ihre Nachkommen vererben, und da andrerseits alle Tiere in der Kultur von einem »normalen« Elternpaar abstammen sollen, so betrachtet Verf. das Auftreten dieser zweiten Sorte von Weibchen als eine Mutation. Hin und wieder brachten die mutierten Weibchen auch einzelne Männchen hervor, anfangs häufiger, später seltener, und schließlich blieben sie ganz aus. Die Mutantenmännchen sind auffällig von den normalen Männchen verschieden. Sie haben eine schwächliche Konstitution, sind häufig bereits äußerlich deformiert und haben infolgedessen meist eine geringe Lebensdauer. Auch ganz normal aussehende Männchen dieser Rasse vermochten mit normalen Weibchen keine oder nur geringe gesunde Nachkommenschaft zu zeugen; die meisten F_1-Individuen starben als Embryonen oder Larven ab.

Die Seltenheit der Männchen in der neu entstandenen Rasse ließ auf rein parthenogenetische Fortpflanzung schließen. Unbegattet gebliebene Mutantenweibchen erwiesen sich indessen außerstande, Nachkommenschaft zu erzeugen, ihre Eier bedürfen der Besamung. Auf die Besamung folgt jedoch keine Befruchtung, die Spermien wirken nur als Entwicklungserreger, die Eier entwickeln sich trotz Besamung parthenogenetisch. Der Nachweis hierfür konnte auf zwei verschiedenen Wegen erbracht werden.

Werden Männchen der normalen Rasse mit Radium bestrahlt, so wird das Spermachromatin derart geschädigt, daß es funktionsunfähig wird, während die Bewegungsfähigkeit der Spermien unbeeinflußt bleibt; die Spermien vermögen zwar noch in die Eier einzudringen, sind aber befruchtungsuntauglich. In dieser Weise behandelte Männchen wurden mit normalen Weibchen sowie mit Mutantenweibchen gepaart. Die normalen Weibchen lieferten keine Nachkommenschaft, ihre Eier müssen nicht nur besamt, sondern auch befruchtet werden. Die Eier der Mutantenweibchen lieferten alle Weibchen, die Besamung genügte zur Einleitung einer regelrechten Entwicklung. Unterschiede zwischen der Nachkommenschaft eines von einem bestrahlten Männchen begatteten Weibchens und der eines mit einem unbestrahlten Männchen gepaarten Weibchens waren nicht vorhanden.

Den endgültigen Beweis für die trotz Besamung parthenogenetische Entwicklung ergab die zytologische Untersuchung. *Rhabditis pellio* besitzt 14 Chromosomen (diploide Zahl). In die erste Reifungsteilung des Eies treten sieben in der Größe etwas dif-

ferierende Chromosomen ein. Es werden zwei Richtungskörper abgeschnürt, sieben einfache Chromosomen bleiben im Ei. So verläuft die Reifung aber nur in den Eiern der ursprünglichen Rasse. In den Eiern der mutierten Rasse unterbleibt die Pseudoreduktion, 14 einfache Chromosomen gehen — wie bei einer somatischen Teilung — in die erste Reifungsteilung ein, die eine Äquationsteilung und gleichzeitig die einzige Reifungsteilung ist. Nach Bildung des einen Richtungskörpers beginnt in den Eiern der mutierten Rasse die Furchung. Es handelt sich also um diploide Parthenogenese. Das eingedrungene Spermatozoon liegt als kompakter, mit basischen Farbstoffen stark sich färbender Körper im Plasma des Eies, in einen Vorkern wandelt es sich nicht um. Bisweilen ist es auf dem 8-Zellenstadium noch nachweisbar. Ob das Zentrosom des eingedrungenen Spermatozoons bei der Ausbildung der ersten Furchungsspindel Verwendung findet — Beobachtungen an andern Objekten zeigen, daß das Zentrosom durch die Radiumbestrahlung nicht beeinflußt wird — geht aus den Untersuchungen der Verf. nicht hervor, doch ist sie geneigt, dies anzunehmen.

Die gelegentlich aufgetretenen Männchen der mutierten Rasse wurden leider zytologisch nicht untersucht. Infolgedessen lassen sich über ihre Entstehung nur Vermutungen äußern. Verf. möchte annehmen, daß »bei der Bildung der einzigen Polzelle bisweilen Unregelmäßigkeiten in der Verteilung der Chromosomen auftreten und daß so Eier mit männchenbestimmender Chromosomenzahl entstehen«. Ref. hält es für möglich, daß gelegentlich eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfinden und dann die sich anschließende haploide Entwicklung zur Bildung eines Männchens führen kann, eine Erklärung, die Verf. ablehnt. Ihre an anderer Stelle gegen die Existenz haploider Organismen geäußerten Einwände sind indessen nicht stichhaltig. Allerdings müßte wohl in dem vorliegenden Falle, damit eine Reduktion erfolgen kann, eine Pseudoreduktion vorausgehen. Daß diese unterbleibt, ist offenbar das wesentlichste Charakteristikum der Mutation, das dann den abgeänderten Fortpflanzungsmodus der neuen Rasse nach sich zieht. Um eine zweckmäßige Mutation handelt es sich nicht, denn die neue Rasse ist, soll sie erhalten bleiben, auf das Zusammenleben mit der Ursprungsrasse bzw. deren Männchen angewiesen. Man könnte sich aber vorstellen, daß durch eine neue Mutation dieser offenbare Nachteil der Rasse behoben wird, indem die Eier die Möglichkeit zu parthenogenetischer Entwicklung erlangen, auch ohne daß ein Spermium eingedrungen ist. Es wäre dann ein Stadium erreicht wie bei der von Eva Krüger untersuchten *Rhabditis aberrans*, deren Eier besamt werden können, aber nicht besamt werden müssen; die Entwicklung ist in beiden Fällen eine parthenogenetische.

Nachtsheim.

Winge, Ö. On the relation between number of chromosomes and number of types, in *Lathyrus* especially. Journ. of Genetics. Vol. VIII. 1919. p. 133—138, with 1 plate.

Lathyrus odoratus besitzt sieben große längliche Chromosomen (haploide Zahl), Größendifferenzen fehlen. Der Tetradencharakter der Elemente in der ersten Reifungsteilung ist häufig sehr ausgesprochen. Verf. betrachtet die erste Reifungsteilung als Reduktions-, die zweite als Äquationsteilung. Die 14 Chromosomen der somatischen Zellen haben eine etwas schlankere Form als die Elemente der Reifungsteilungen. *Lathyrus latifolius* weist ganz die gleichen Chromosomenverhältnisse wie *odoratus* auf. Sieben ist eine für Phanerogamen sehr niedrige Chromosomenzahl, und so erscheint

Lathyrus als ein günstiges Objekt für Vererbungsstudien, zumal da Selbstbefruchtung möglich ist. Nach der Chromosomenzahl ist zu erwarten, daß sieben Gruppen gekoppelter Faktoren gefunden werden. Bei Selbstbefruchtung kann *Lathyrus* 128 verschiedene Gametentypen (2^7) bilden und 2187 (3^7) verschiedene diploide Biotypen, von denen 128 (2^7) hinsichtlich aller Merkmale homozygot sind. Zu dieser Berechnung des Verf. sei indessen bemerkt, daß sie nur bei totaler Koppelung innerhalb der einzelnen Faktorengruppen gilt, d. h. bei völligem Fehlen von Crossing-over. Eine Beobachtung, die für eine Chiasmatypie im Sinne Janssens spricht, vermochte Verf. nicht zu machen. Er ist der Meinung, daß auch in den Fällen wo die genetischen Resultate für einen Austausch sprechen, dieser auf einem viel früheren Stadium (während der Synapsis) vor sich geht, als Janssens annimmt.

Nachtsheim (München).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16

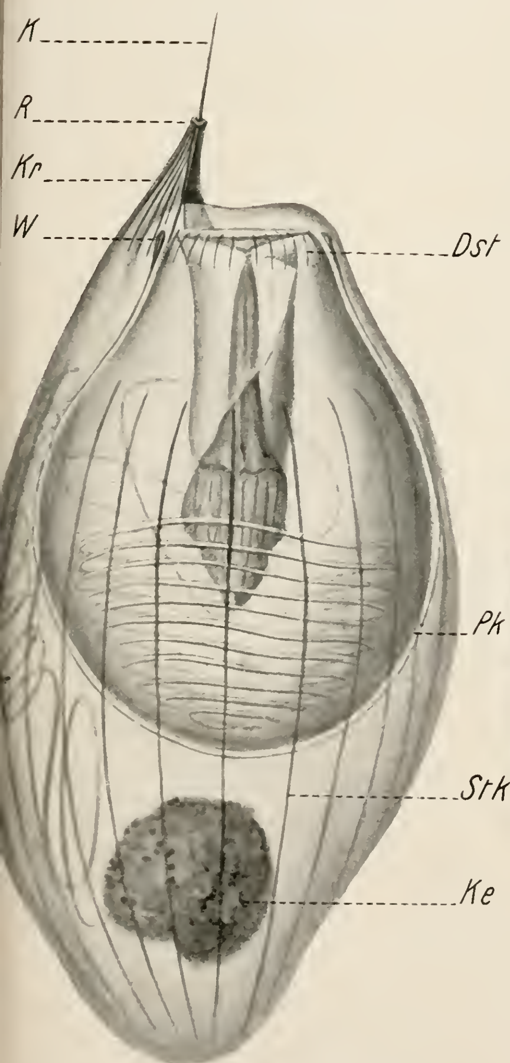


Fig. 1.

Kr
W
W
L

Fig. 2.

chulze. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

ARCHIV
FÜR
ZELLFORSCHUNG

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
2. DIREKTOR DES KAISER-WILHELM-INSTITUTS FÜR BIOLOGIE
IN BERLIN-DAHLEM



SECHZEHNTER BAND
VIERTES HEFT
MIT 11 TEXTFIGUREN UND 7 TAFELN

AUSGEGEBEN AM 29. SEPTEMBER 1922



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1922

Mitteilung an die Herren Mitarbeiter.

Sämtliche Beiträge für das Archiv für Zellforschung, deren Veröffentlichung in deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache erfolgen kann, bittet man an die Adresse des Herrn Professor Dr. **R. Goldschmidt, Berlin-Dahlem,** Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, zu senden.

Die Herren Mitarbeiter erhalten an *Honorar M. 40.*— für den Druckbogen und 40 Sonderdrucke. Überschreitet eine Arbeit den Umfang von 4 Bogen, so wird für den Mehrumfang ein Honorar nicht gewährt. Dissertationen sind von der Honorierung ausgeschlossen.

Die *Manuskripte* sind *nur einseitig beschrieben* und *druckfertig* einzuliefern, **d. h. so, daß das Lesen der Korrektur in der Ausmerzung von Satzfehlern besteht, nicht in einer stilistischen oder sachlichen Umarbeitung.** Jedes Einschieben von Worten und ähnliche Änderungen sind mit entsprechenden Kosten verknüpft und diese müssen, wenn dadurch die normalen Korrekturkosten wesentlich erhöht werden, den betr. Herren Autoren zur Last gelegt werden.

Die *Zeichnungen* für Tafeln und Textabbildungen (diese mit genauer Angabe, wohin sie im Text gehören) werden auf *besonderen* Blättern erbeten, auch wolle man beachten, daß für eine getreue und saubere Wiedergabe gute Vorlagen unerläßlich sind. Anweisungen für zweckmäßige Herstellung der Zeichnungen mit Proben der verschiedenen Reproduktionsverfahren stellt die Verlagsbuchhandlung den Herren Mitarbeitern auf Wunsch zur Verfügung. Bei photographisch aufgenommenen Abbildungen wird gebeten, die *Negative* bei Absendung des Manuskripts unmittelbar *an die Verlagsbuchhandlung* zu schicken.

Die Veröffentlichung der Arbeiten geschieht in der Reihenfolge, in der sie druckfertig in die Hände der Redaktion gelangen, falls nicht besondere Umstände ein späteres Erscheinen notwendig machen.

Redaktion und Verlagsbuchhandlung.

Inhalt des 4. Heftes.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Über konzentrische Strukturen im Eikern von Coleopteren.

Von

Clara Wolff.

Mit 11 Textfiguren und Tafel XX.

Die Eibildung bei Insekten ist zwar in großen Zügen, insbesondere was die mannigfachen Nährvorrichtungen betrifft, wohl bekannt; von einer zielbewußten Durchforschung des Gebietes aber, die sich vor allem auf eine vergleichende Betrachtung umfangreichen Materials stützt, kann keine Rede sein. So sind wir auch noch nicht in der Lage, das jeweils Typische für die einzelnen größeren und kleineren systematischen Einheiten näher zu umschreiben, obwohl wir schon heute mehrfache Anzeichen dafür haben, daß Parallelen zwischen systematischer Sonderung und cytologischen Eigentümlichkeiten bestehen. Daß hierbei sogar Erscheinungen ganz oder nahezu ganz unbeachtet bleiben konnten, die nicht nur zu außerordentlich auffallenden Bildungen führen, sondern auch wertvolle Grundlagen für die Beurteilung allgemeiner Zellfragen zu bieten vermögen, das bekunden beispielsweise die Untersuchungen P. Buchners über »die accessorischen Kerne des Hymenoptereneies«, die uns mit der Existenz chromosomenloser, im übrigen aber typischer Kerne bei fast allen Hymenopteren bekannt machten, und das mögen auch die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen über Strukturen im Coleoptereneikern dartun.

Ich wurde auf dieselben durch Herrn Professor Buchner aufmerksam gemacht, dem sie gelegentlich andrer Untersuchungen an Anobien aufstießen. Eine darauf bezügliche Abbildung in P. Buchners »Praktikum der Zellenlehre I«, S. 125 zeigt um das zusammengeballte Chromatin eine konzentrisch geschichtete Zone neben einer zweiten wabig aufgelockerten. Er veranlaßte mich, dieselben genauer zu untersuchen und womöglich einiges über ihr weiteres Vorkommen bei andern Käfern festzustellen.

Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Buchner für seine vielen wertvollen Anregungen und Ratschläge während der Arbeit von ganzem Herzen zu danken, ebenso

aber auch Herrn Geheimrat R. Hertwig, der meiner Arbeit stets ein großes Interesse entgegenbrachte.

Ich untersuchte zuerst lediglich Eier von Anobien, doch zeigte es sich bald, daß es von Vorteil sei, diese komplizierten Strukturen an Hand mehrerer Objekte vergleichend zu studieren. Von den Anobien wurde *Sitodrepa panicea* genau untersucht. Diese Käfer sind sehr leicht zu erhalten, sie finden sich häufig in Haferflocken oder Gerste, die längere Zeit unberührt blieben. Ich erhielt mein Material aus einer Apotheke, wo sie sich in zerfallenden Hämoglobintabletten sehr stark vermehrten. Sie überwintern durchweg, selbst im geheizten Zimmer, als Larven, und im Frühjahr beginnt die Verpuppung. Die Puppenruhe ist von verhältnismäßig kurzer Dauer.

Als zweiten Vertreter wollte ich *Ernobius abietis* wählen, der in Spindeln von Tannenzapfen lebt. Im Freien fand ich jedoch keine Imagines. Ich sammelte daher mit Larven infizierte Zapfen, doch erfolgte sehr spärlich eine Verpuppung, so daß *Ernobius abietis* für vorliegende Arbeit ausschalten mußte.

Durch eine Zeichnung von Gross in seinen »Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums« (1903) veranlaßt, machte mich Herr Prof. Buchner auf die Rüsselkäfer aufmerksam; in der Tat fand ich ähnliche Strukturen. Ich benutzte zu meinen Untersuchungen *Chlorophanus gibbosus*, den man vielfach auf Weidenbüschen sieht, ferner *Calandra oryzaea*, einen Schädling unsres Getreides. Letzteren hielt ich mühelos in einer Kultur von Gerstenflocken.

Um die Verbreitung der Strukturen innerhalb der Ordnung der Coleopteren festzustellen, untersuchte ich, was ich an Käfern bekommen konnte, doch gelang es mir nur noch in einem Falle etwas Ähnliches festzustellen, und zwar bei dem seit mehreren Dezennien in Wohnungen so weit verbreiteten *Niptus hololeucus* aus der Familie der Ptinidae.

Bei allen Formen lieferten Imagines verschiedenen Alters bessere und deutlichere Präparate, als Puppen oder Larven. Immer wurde das Ovar vollständig herauspräpariert, meistens in physiologischer Kochsalzlösung, sodann mit Konservierungsflüssigkeiten nach Petrunkewitsch, Carnoy, Bouin oder Flemming (sogenanntes starkes Gemisch) behandelt. Hierauf erfolgte die Färbung der durchweg 5 μ dicken Schnitte entweder mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin-Lichtgrün, oder mit Eisenhämatoxylin-Eosin. Ferner kamen Boraxcarmin, Delafield-Eosin und bei Flemming-Fixierung Safranin-Lichtgrün zur Anwendung. Letzteres Fixierungsmittel war nicht so günstig, da es in die dicke Eihülle meistens nicht schnell genug einzudringen vermochte.

Sitodrepa panicea.

Dem Verlaufe meiner Untersuchungen folgend, beginne ich die Ausführungen mit der Beschreibung der Verhältnisse bei *Sitodrepa panicea.* Die Endkammer eines Ovarialschlauches ist vollständig mit kleinen, runden Zellen erfüllt, die sich hier in Ei- und Nährzellen differenzieren. Erst wenn sie gegen das untere Ende der Nährkammer rücken, ist die junge Ovocyte zu erkennen. Ihr Kern, von einem schmalen Plasmahof umsäumt, ist verhältnismäßig groß. Die Nährzellen bleiben im oberen Teil des Nährkolbens. Auf diesem Stadium liegen die Ovocyten meist regellos nebeneinander, oft in ziemlicher Anzahl. Erst beim Verlassen der Eikammer ordnen sie sich hintereinander an, getrennt durch ein schmales Follikelepithel. Das Chromatin innerhalb ihres Kernes zeigt schon nach Auflösung des Bukettstadiums die Tendenz, sich zu verklumpen, in höherem Maße noch beim Austritt aus dem Nährkolben.

Bevor man eine deutliche Abgrenzung gegen das Plasma erkennen kann, wird innerhalb des Kernes ein heller Hof sichtbar (Taf. XX, Fig. 1 *a*). In der Folge tritt eine immer stärkere Verklumpung des Kernchromatins ein, doch bleibt dieses nicht auf einen scharf umrissenen Teil beschränkt, sondern es treten bisweilen Chromatinteilchen in den hellen Hof ein, ohne ihren Zusammenhang mit der chromatischen Substanz des Innern aufzugeben. — Das Kerninnere mit seinem Chromatininhalt bezeichne ich fortan kurz als »Centralkörper«. — Gleichzeitig mit der beschriebenen Umordnung des Chromatins erfolgt ein Wachstum des Eies, wie man durch Messungen feststellen kann. Der Durchmesser der Eier von *Sitodrepa panicea* nimmt auf diesem Stadium von etwa 7 μ auf 13—15 μ zu.

Schon hier macht sich eine Veränderung geltend. Innerhalb des hellen Hofes wird eine feine Membran sichtbar, die sich noch nicht lückenlos verfolgen läßt (Taf. XX, Fig. 1 *b*); sie ist also offenbar noch in Bildung begriffen; denn schon im nächstälteren Ei sieht man sie völlig klar und deutlich. Auch jetzt gibt das Chromatin noch Substanz nach außen ab. Der vorher erwähnte helle Hof bleibt vorhanden, doch besitzt er eine wabige Struktur (Taf. XX, Fig. 2), die sich nach dem Innern zu völlig verliert. Vereinzelt treten zwischen den Waben kleine Körnchen auf, ähnlich wie die im umgebenden Plasma. Es bleibt aber nicht bloß bei der Abscheidung der einen Membran, sondern mit dem Wachstum des Eies erfolgt die Bildung immer neuer Membranen, die sich konzentrisch um den Centralkörper legen. Dieser nimmt nicht an Größe zu, sondern behält seinen Durchmesser von etwa 6 μ bei; genau läßt er sich deshalb nicht angeben, weil sehr häufig Chromatinteilchen in die angrenzenden

Zonen hineinragen. Nach Anlagerung mehrerer konzentrischer Schichten kommt es zur Bildung einer wohlabgesonderten Zone, für die ich ferner den Ausdruck »Binnenzone« gebrauchen werde. In die konzentrischen Membranen eingelagert finden sich nucleolenartige Gebilde von verschiedener Größe, die sich mit Kernfarbstoffen intensiv färben lassen. Sie scheinen aus dem Chromatin des Kernes zu stammen. Seine Verdichtung ist inzwischen so weit fortgeschritten, daß sich nur größere und kleinere stark färbbare Nucleolen im Kerninnern finden (Taf. XX, Fig. 3). Die peripher gelegenen schmiegen sich der innersten Membran dicht an. Das umgebende Protoplasma dagegen hat seinen wabigen Bau beibehalten.

Erreicht das Ei ungefähr einen Durchmesser von 30—35 μ, so tritt abermals eine wichtige Veränderung ein. Zwischen dem Protoplasma und der eben beschriebenen Binnenzone erscheint ein neues Gebilde, die »Randzone«. Sie besteht aus einem feinen Wabenwerk, das im Gegensatz zu dem des Protoplasmas grobmaschig ist (Taf. XX, Fig. 4). Gegen die Binnenzone ist die Begrenzung nicht immer ganz scharf, oft hatte ich sogar den Eindruck, als erstrecke die Randzone sich noch in diese hinein, während gegen das Plasma eine deutliche Linie zu verfolgen ist.

Etwas später findet an der Peripherie des Protoplasmas eine Auflockerung statt. Das Maschenwerk wird viel weiter, innerhalb der entstandenen Lücken sammeln sich kleine Tröpfchen an, die bald an Größe zunehmen (Taf. XX, Fig. 5). Es handelt sich hier um das erste Auftreten von Dotterelementen. Bei weiterem Wachstum erfüllen sie das ganze Plasma und lagern sich als Dotterschollen der Randzone dicht an.

Auch nach dem Auftreten der Randzone nehmen die konzentrischen Zonen zu; allerdings vergrößert sich die Binnenzone nicht so rasch wie die Randzone. Gerade jetzt scheint der Stoffaustausch zwischen Centralkörper und den ihn umgebenden Zonen sehr lebhaft zu sein; denn aus dem Innern werden Tröpfchen in die Binnenzone abgegeben, die noch durch deutlich sichtbare Fäden mit dem Chromatin des Centrums zusammenhängen, so daß kein Zweifel über ihren Ursprung bestehen kann (Taf. XX, Fig. 6 und 7). Binnen- und Randzone werden bald von diesen Einschlüssen ziemlich erfüllt.

Den Höhepunkt der Zonenausbildung stellt Fig. 7 der Taf. XX dar. Einige der vorher erwähnten Einschlüsse in der Binnenzone zeichnen sich durch besondere Größe aus, sie sind nicht gleichmäßig gefärbt, sondern haben in dem hellen Innern ein deutliches Korn. Große und kleine Dotterschollen nehmen das ganze Plasma ein. Später scheint die Randzone an Größe abzunehmen (Taf. XX, Fig. 8) — aus meinen Messungen geht es wenigstens hervor —, doch konnte ich kein Schwinden der äußeren

Grenzmembran feststellen; auch fand ich kein Stadium der vollkommenen Rückbildung der Randzone.

Schon während der Untersuchungen tauchten viele Bedenken in mir auf, wie diese Strukturen zu erklären und zu welchem Bestandteil des Eies sie zu rechnen seien, ob zum Kern oder zum Plasma, d. h. mit andern Worten, wo die Kerngrenze zu ziehen ist. Eindeutig konnte ich es bei *Sitodrepa* nicht bestimmen. Deshalb entschloß ich mich, andre Coleopteren vergleichsweise zu betrachten. Es gelang mir auch ähnliche Strukturen bei den Rüsselkäfern festzustellen.

Chlorophanus gibbosus.

Chlorophanus gibbosus wurde als erster Vertreter der Curculioniden geprüft. Hier hat der Kern auf dem frühesten Stadium eine nahezu runde Form und hebt sich von dem umgebenden Plasma scharf ab (Textfig. 1). Das Chromatin zeigt im Gegensatz zu *Sitodrepa* eine mehr fädige Struktur



Textfig. 1.
Chlorophanus gibbosus. Eikern und Plasma.

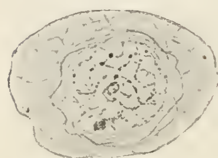


Textfig. 2.
Chlorophanus gibbosus. Auftreten der Randzone. Nur ein Teil des Plasmas gezeichnet.

und erfüllt den ganzen Kern ziemlich gleichmäßig. Zwischen und auf den Chromatinfäden liegen nucleolenartige Körnchen, von denen meistens eines durch seine besondere Größe auffällt. Im nächstälteren Ei tritt nicht wie bei *Sitodrepa* ein heller Hof auf und darin eine Membran, sondern es hebt sich sogleich die typische Randzone vom Eiplasma deutlich ab. Sowohl zwischen den Maschen der Randzone als auch innerhalb des Chromatins, das stellenweise schon seine fädige Struktur verloren hat, liegen wieder kleine Nucleolen, teilweise unmittelbar am Centralkörper, so daß man ihr Austreten aus dem Innern als äußerst wahrscheinlich annehmen muß (Textfig. 2). Die Randzone, die durch eine feine Membran

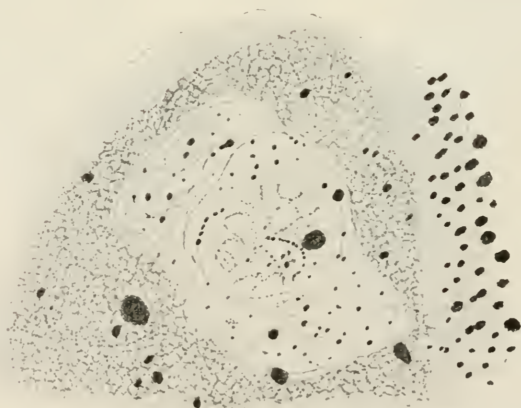
von dem Innern getrennt ist, zeigt wiederum eine weitmaschige Struktur, nur sind die einzelnen Fäden nicht so stark färbbar.

Erst nachdem sich die Randzone entwickelt hat, kommt es zur Ausbildung der Binnenzone. Sie besteht auch hier aus konzentrischen Schichten, die aber wellig verlaufen (Textfig. 3); eine scharfe Grenzlinie, sowohl nach innen wie nach außen, besteht nicht. Es bilden sich ziemlich schnell mehrere solcher Hüllen aus. Ihre Entstehung könnte zweifacher Art sein. Einmal kann es sich um ein Wachstum von innen nach außen handeln, dergestalt, daß die erste Membran sich weitet, nach außen rückt und in dem frei werdenden Raume eine neue sich bildet; oder, daß sich jede folgende Hülle von außen anlegt, also die letzte zugleich die jüngste ist. Ich möchte hier nicht entscheiden, welche Deutung die richtige ist: später werde ich nochmals darauf zurückkommen.



Textfig. 3.
Chlorophanus gibbosus. Eikern mit den 3 Zonen.

Gleich nach Verlassen des Nährkolbens hat sich die Binnenzone des Eies sehr vergrößert, die Wellenlinie ist teilweise noch schärfer ausgeprägt,

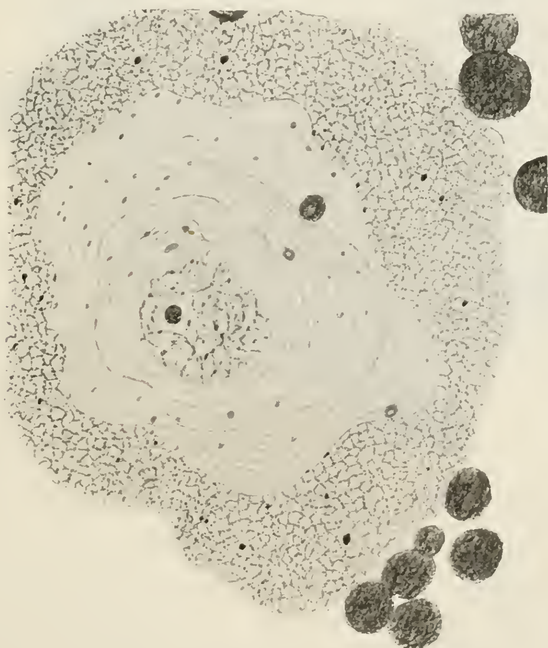


Textfig. 4.
Chlorophanus gibbosus. Einseitige Ausbildung der Randzone. Erste Dotterbildung im Plasma.

und zwischen den einzelnen Schichten finden sich zahlreiche Nucleolen. Der Centralkörper zeigt gegen früher ein ziemlich unverändertes Aussehen. Das Chromatin verklumpt nicht so stark wie bei Anobium, dementsprechend ist auch die Nucleolenbildung im Kerninnern nicht so reichlich. Die Binnen- und Randzone dagegen wachsen beträchtlich. In ersterer läßt sich sehr schön beobachten, wie die äußeren Schichten nicht mehr

so dicht aufeinander folgen wie die inneren, und wie die welligen Hüllen sich mehr und mehr glätten. Die Einschlüsse werden zahlreicher, viele Bilder sprechen für ein Wandern derselben nach außen. Während, wie schon erwähnt, keine scharfen Grenzlinien der Binnenzone zu konstatieren sind, bleibt eine deutliche Trennung zwischen Randzone und Plasma erhalten.

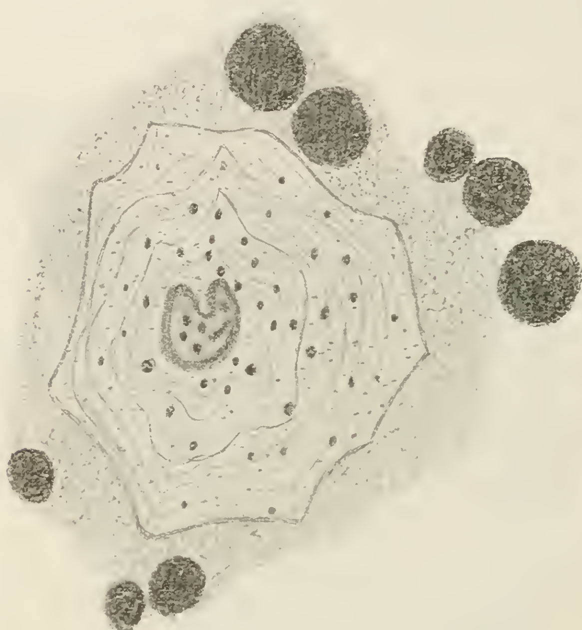
Bei älteren Eiern zeigt sich eine einseitige Ausbildung der Randzone. Auch finden sich zu diesem Zeitpunkt die ersten Zeichen der Dotter-



Textfig. 5.
Chlorophanus gibbosus. Größte Ausbildung von Binnen- und Randzone.

bildung im Protoplasma, die auf gleiche Weise wie bei *Sitodrepa* erfolgt (Textfig. 4). Die Abgrenzung zwischen Plasma und Randzone wird immer undeutlicher, in manchen Fällen gehen sie ineinander über. Dasselbe ist auch bisweilen zwischen Randzone und Binnenzone zu konstatieren. Die Regel jedoch ist, daß auf diesen Stadien beide Zonen sehr scharf getrennt sind (Textfig. 5), sie haben jetzt wohl ihre größte Ausdehnung erlangt, vor allem die Binnenzone. Durch Dotterkugelansammlungen wird der Übergang der Randzone zum Protoplasma verschleiert. Auch die beiderseitigen Strukturen unterscheiden sich nicht sehr. Oft sind sie völlig gleich. Eigenartig ist es, daß bei *Chlorophanus* die Dotter-

kugeln bis zur Binnenzone vordringen. Selbstverständlich kann man dann nicht mehr von einer Randzone sprechen, sondern unmittelbar an die Binnenzone schließt sich jetzt das Eiplasma an (Textfig. 6).



Textfig. 6.
Chlorophanus gibbosus. Randzone und Plasma nicht zu unterscheiden.

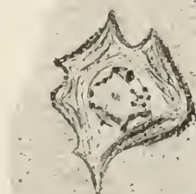
Im Centralkörper ist das Chromatin vollständig verklumpt und weist fast immer amöboide Gestalt auf. Die Binnenzone zeigt auch jetzt noch große Entfaltung, zahllose große und kleine Nucleolen liegen in ihr zerstreut; nach außen findet sich eine scharfe Grenze, die scheinbar von mehreren Hüllen gebildet wird.

Calandra oryzae.

Als zweite Form aus der Familie der Rüsselkäfer bespreche ich *Calandra oryzae.* Schon sehr früh differenziert sich bei ihm die Eizelle. Sie fällt infolge ihres großen bläschenförmigen Kernes sehr auf. Das Chromatin zeigt ausgesprochen fädige Struktur; ein großer Nucleolus liegt inmitten des Kernes, umgeben von einigen kleineren. Sehr bald bildet sich dann die Randzone aus, wie wir es bei *Chlorophanus gibbosus* kennen gelernt haben, doch bleibt sie bei *Calandra oryzae* länger allein erhalten. Auf den späteren Bildern tritt der Nucleolus nicht mehr so

deutlich hervor, sondern der Centralkörper ist von Fäden völlig durchsetzt. Die Randzone enthält noch keine Einschlüsse.

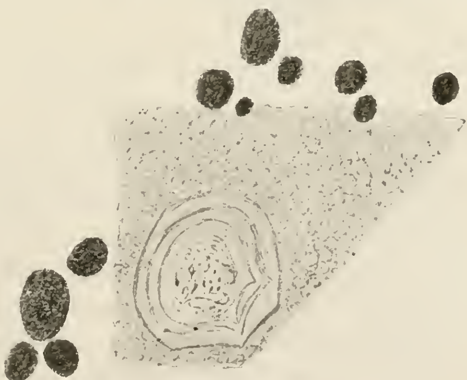
Hierauf erfolgt die Ausbildung der Binnenzone in der bei *Chlorophanus* schon besprochenen Weise. Die einzelnen Membranen sind in scharfe Zipfel ausgezogen und umschließen eng das Kerninnere, den Centralkörper. Schon bei der Bildung der ersten Membran treten intensiv färbbare Körnchen auf. In der ganzen Binnenzone sind sie deutlich zu erkennen. Da sie aber auch der Peripherie des chromatinreichen Kerninnern nicht fehlen, scheint es sich ebenfalls wieder um Austritt chromatischer Substanz zu handeln. Mit dem Wachsen des Eies schreitet die Differenzierung beider Zonen fort. Die Zipfel der Binnenzone ziehen sich noch mehr aus. Auffallend stark sind die äußeren Hüllen mit Körnchen beladen. Auch in der Randzone, die sich sichtlich vergrößert hat, finden sie sich vereinzelt. Der übrige Raum des Eies ist von großen und kleinen Dotterschalen fast völlig ausgefüllt (Textfig. 7).



Textfig. 7.
Eikern von *Calandra oryzae* mit den 3 Zonen. Binnenzone stark mit Körnchen beladen.

Auch der Centralkörper hat sich verändert. Das Chromatin sammelt sich in Form kleiner Tropfen an der Peripherie, durch zarte Fäden miteinander in Verbindung bleibend. Infolgedessen erscheint die Mitte des Centralkörpers heller.

Bei noch stärkerem Wachstum des Eies ist ein Rückgang in der zonalen Ausbildung festzustellen. Im Innern sondert sich ein Nucleolus, der noch von fädigem Chromatin umgeben wird. Die Binnenzone behält ihre Ausdehnung bei, doch verschwinden die Zipfel allmählich, die innersten Hüllen sind fast kreisrund geworden. Die größte Einbuße erleidet die Randzone,

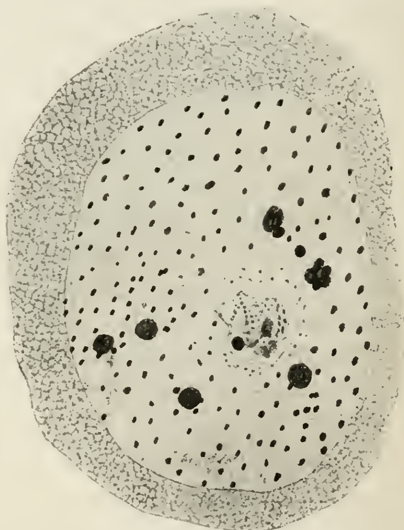


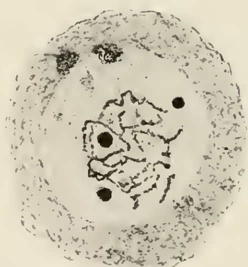
Textfig. 8.
Calandra oryzae. Rückbildung der Randzone.

und zwar erfolgt ihre Rückbildung nicht gleichmäßig, sondern sie beginnt an einer beliebigen Stelle. um von hier aus weiter zu schreiten (Textfig. 8). Die Dotterschollen nehmen an Zahl und Größe bedeutend zu und berühren die Randzone unmittelbar. Leider fehlt unter meinen Präparaten ein Stadium, auf welchem die Randzone völlig rückgebildet ist.

Niptus hololeucus.

Die einfachsten Verhältnisse fand ich bei *Niptus hololeucus*. Bei ganz jungen Eiern ist der sehr große Kern schon deutlich gegen das Protoplasma abgesetzt. Die chromosomale Substanz ist in Form von Fäden ziemlich gleichmäßig verteilt, in geringem Maße zeigt sich schon hier Nucleolenbildung (Textfig. 9). Plasma wie Kerne wachsen gleichermaßen. Im älteren Ei treten die Nucleolen deutlicher hervor. Einer von ihnen zeichnet sich schon früh durch besondere Größe aus. Das Plasma ist fein strukturiert und von Vacuolen reich durchsetzt. Hat das Ei einen Durchmesser von etwa 50 μ erreicht, so mißt der des Kernes etwa 22 μ. Auf dieser Entwicklungsstufe sind die Chromosomen stark verklumpt. Die Nucleolen nehmen an Zahl zu. Bald schließt sich die chromatische Substanz noch enger zusammen, während die Nucleolen sich auf einen immer größeren Raum ausdehnen. Das Ei wächst verhältnismäßig rasch. Deutlich kann man das Abschmelzen von Nucleolen aus dem Centralkörper beobachten: sie sitzen den Chromatinballen wie kleine Tröpfchen auf. Die größten Nucleolen befinden sich in der Nähe des Centrums, nach der Peripherie zu werden sie kleiner.





Textfig. 9.
Niptus hololeucus. Eikern mit Plasma. Beginn der Nukleolenbildung.

Textfig. 10.
Niptus hololeucus. Auftreten der feinen Membran im Innern.

Das älteste Ei, das ich untersucht habe, zeigt insofern eine Weiterdifferenzierung, als eine feine Membran um die Chromatinballen auftritt,

die von mehreren, sie konzentrisch umgebenden Reihen kleiner Nucleolen begleitet wird. Ferner bildet sich eine Randzone aus, die gegen die vorher beschriebene nucleolenreiche Binnenzone scharf begrenzt ist (Textfig. 10). Diese Randzone zeigt im Gegensatz zum Eiplasma eine ziemlich grobmaschige Struktur. Ältere Eier habe ich nicht gefunden, so daß ich über die Weiterentwicklung, bzw. das Verschwinden der Binnen- oder Randzone nichts aussagen kann.

Leider fehlen mir für alle Formen ältere Stadien, so daß ich nie Reifespindeln finden konnte. Sie treten wahrscheinlich erst während der Eiablage auf. Solche Eier konnte ich bisher nicht einwandfrei fixieren; es erfolgte nämlich in den weitaus meisten Fällen eine starke Schrumpfung. Infolge ihres harten Chorions und ihres Dotterreichtums erhielt ich außerdem nie lückenlose Schnittserien.

Vergleichende Betrachtungen der konzentrischen Strukturen bei den verschiedenen Formen.

Bisher habe ich mich mit der Beschreibung der merkwürdigen Eistrukturen bei den verschiedenen Formen begnügt, ohne auf die gegenseitigen Beziehungen näher einzugehen. Je länger ich mich ihrem Studium widmete, um so mehr kam ich zu dem Schluß, daß diese konzentrischen Strukturen bei den einzelnen Käfern nach Funktion und Herkunft gleichwertig nebeneinander stehen und nur verschiedene Entwicklungsstufen derselben Reihe darstellen. Ich sehe in *Niptus hololeucus* die einfachste Ausbildung und stelle ihn daher an den Anfang, um von ihm die andern Formen abzuleiten. Einwandfrei zeigt sich in seinem Eikern das Zurückziehen und Verklumpen der chromosomalen Substanz und das Abschmelzen zahlreicher Nucleolen, welche in die Binnenzone eindringen. Auch die Randzone ist vollkommen klar und deutlich ausgeprägt, wenngleich sie auch erst verhältnismäßig spät auftritt und eine viel geringere Ausdehnung hat als die Binnenzone. Allerdings hat nur erstere die typische Ausbildung der andern Formen, während wir sie bei der Binnenzone völlig vermissen. Sie ist viel nucleolenreicher und hat vor allem nicht die ausgesprochen konzentrische Schichtung, welche in den andern Fällen für die Binnenzone so charakteristisch ist. Und doch ist gerade dieses Beispiel so interessant, weil auf relativ sehr späten Stadien eine Zone sichtbar wird, die aus ganz wenig feinen konzentrischen Hüllen besteht, die den Zentralkörper umgeben. Ich nehme an, daß diese Zone das Anfangsstadium der konzentrischen Schichtung der andern Formen darstellt.

Einen weiteren Schritt zunehmender Komplikation zeigen die Rüsselkäfer. Bei *Chlorophanus gibbosus* wird schon bei sehr kleinen Eiern die

Randzone differenziert, die sich vor Sichtbarwerden der Binnenzone mit nucleolenartigen Körnchen erfüllt. Erst später erscheint die Binnenzone. Bei *Niptus* und *Chlorophanus* ist jedoch der Unterschied in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Zonenbildung nur von untergeordneter Bedeutung; das Ausschlaggebende ist die Art der Entstehung der Binnenzone. Bei *Niptus* sahen wir, daß konzentrische Schichten innerhalb der Binnenzone erst bei einer gewissen Ausdehnung derselben auftraten, hier jedoch zeigen sich plötzlich zwischen Zentralkörper und anliegender Randzone feine konzentrische Strukturen, der Anfang der Binnenzone. Die nucleolenartigen Einschlüsse, die bei *Niptus hololeucus* so außerordentlich zahlreich waren, sind hier verhältnismäßig seltener und liegen zwischen den konzentrischen Hüllen.

Calandra zeigt im wesentlichen keine Abweichung von *Chlorophanus*, weshalb diese Form für den Vergleich unberücksichtigt bleiben kann.

Die höchste Stufe in der Entwicklung dieser Strukturen stellt schließlich *Sitodrepa panicea* dar. Mit *Niptus* liegt insofern eine Übereinstimmung vor, als die Binnenzone zuerst entsteht und erst später — im Gegensatz zu den Rüsselkäfern — die Randzone. Doch weist die Ausbildung der Binnenzone wieder mehr auf die Rüsselkäfer hin. Wie bei diesen ist sie von konzentrischen Schichten völlig ausgefüllt. Diese Form ist deshalb an das Ende der Reihe zu stellen, weil die Binnenzone gleichmäßiger gestaltet und nicht in Zipfel ausgezogen ist. Man könnte sie fast mit konzentrischen Kugelschalen vergleichen.

Sind die Hüllen Kern- oder Plasmastrukturen?

Ich habe bisher immer nur von der Binnen- und Randzone gesprochen und dabei absichtlich die Frage offen gelassen, ob sie innerhalb des Kernes oder im Plasma liegen. Die Beantwortung ist nicht ohne weiteres möglich. Ich will zunächst die wichtigsten Tatsachen aus der Literatur mitteilen und dann alle Gründe für und wider erörtern.

Von verschiedenen Autoren sind Zonenbildungen beschrieben worden, die zweifellos verwandte Gebilde darstellen, wenn sie teilweise auch ganz andere Anordnung zeigen. Zuerst gehe ich auf eine Arbeit von Giardina (1904) ein. Er fand eine »perinucleare plasmatische« Zone hauptsächlich bei Orthotopteren, namentlich bei *Mantis religiosa* und *Periplaneta orientalis*. Anfangs hielt er diese Bildungen für Kunstprodukte, doch gelang es ihm, sie auch am lebenden Material zu beobachten, indem er durch einen Druck auf das Deckgläschen die Gestalt der Zone veränderte, ohne sie zu zerstören. Er spricht sie unbedingt für eine protoplasmatische Bildung an, und zwar glaubt er, daß diese perinucleare Zone und das

Protoplasma — durch eine feine Membran getrennt — von verschiedenen Flüssigkeiten erfüllt sind. Er bezeichnet sie als ein osmotisches System. Bei beiden findet er ein gleichartiges Verhalten. So wird z. B. bei Schrumpfung nie die Zone vom Plasma getrennt, sondern stets vom Kerne, was für eine innigere Verwandtschaft mit dem Plasma spricht. Die Entwicklung stimmt im wesentlichen mit der von mir geschilderten überein. Bald nach dem Bukettstadium tritt die erste Zonenbildung auf, und zwar erst als ein dünner Saum von hellerer Farbe als das Plasma. Bei fortschreitendem Wachstum folgt ein Stadium größerer Färbbarkeit und zunehmender Dichte. Im älteren Ei wird die Zone dem Plasma ähnlicher, die Membran verschwindet allmählich, und es erfolgt eine langsame Vermischung. Letzteres konnte Giardina auch im Leben beobachten. Er kommt zu dem Schluß, daß dies ein ganz normales Verhalten auf gewissen Stadien darstellt.

Im wachsenden Ei von *Arion Empericorum* weist Lams (1910) ähnliche Strukturen nach. Die von ihm gegebenen Bilder erinnern sogleich an die Verhältnisse bei den Coleopteren. Wie nach Giardina bei den Orthopteren, so sind auch hier die Zonen unzweifelhaft plasmatische Bildungen. Schon in ganz jungen Eiern differenziert sich die das Keimbläschen umgebende Plasmazone in Endo- und Ectoplasma, von stark färbbaren Fäden durchzogen. Zwischen beiden Plasmaarten findet sich noch eine dritte cytoplasmatische Zone, die aus konzentrisch verlaufenden Fäden zusammengesetzt ist und hinsichtlich ihrer Färbbarkeit bald mehr zu der einen, bald mehr zu der andern Plasmaart neigt. Die Bildung dieser Zone weicht von der bei Coleopteren festgestellten erheblich ab. Es treten anfangs feine Fäden auf, die oft ineinander verschlungen sind und sich erst allmählich strecken, um dann konzentrische Ringe zu bilden. In diesem Falle ist der Kern so deutlich vom umgebenden Plasma getrennt, und die Zone konzentrischer Ringe durch eine Plasmaschicht vom Kern, daß kein Zweifel an ihrem plasmatischen Ursprung bestehen kann.

Ein weiteres Beispiel ähnlicher Hüllbildungen gibt Buchner in seiner Arbeit über »Die accessorischen Kerne der Hymenoptereneier« (1918), und zwar für Ei- wie auch für Nährzellen. Buchner sieht »in ihnen den Ausdruck rhythmisch sich wiederholender Kernsekretion, die zu einer Art Plasmabildung führt«. Das neue Plasma mischt sich aber nicht mit dem schon vorhandenen, so daß eine Membran entsteht. In älteren Nährzellen ist diese Lamellenbildung so ausgedehnt, daß das Plasma wie mit Jahresringen bis an den Rand erfüllt ist. Diese Ringe kommen auf gleiche Weise wie bei *Sitodrepa panicea* zustande. Zunächst tritt eine Hülle

zwischen Kern und Plasma deutlich auf, später legen sich um diese bei weiterem Eiwachstum immer neue.

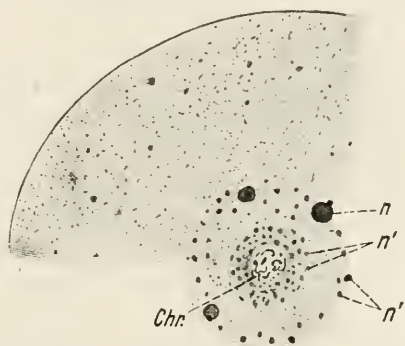
Guenthert (1910) beschreibt ein ähnliches Vorkommen in den Nährzellen von *Dytiscus* und *Colymbetes*. Um den Nährzellkern ziehen plasmatische Fibrillen, die mehr oder weniger Chromatinkörnchen tragen, die zweifellos aus dem Kern stammen. Bei weiterem Wachstum ändert das Cytoplasma seine Struktur, indem die Fibrillen den Kern jetzt in konzentrischen Ringen umziehen. Guenthert glaubt, daß »vom Plasma aus sukzessive eine Umwandlung von peripheren Kernzonen stattgefunden habe ... Wir dürfen mit großer Wahrscheinlichkeit diesen ersten fibrillären Plasmastrang als frühere Kernmembran betrachten und ebenfalls die folgenden«. Er stellt sich diesen Umwandlungsprozeß so vor, daß beim Wachstum des Kernes innen immer neue Kernmembranen gebildet werden, während die älteren nach außen rücken und dabei chromatische Körnchen mit sich reißen. So erklärt er es auch, warum das Wachstum des Kernumfanges weit hinter der proportionalen Vermehrung der chromatischen Elemente des Kerns zurückbleibt.

So weit reichen die Angaben, die ich in der Literatur gefunden habe. Es handelt sich hierbei in allen Fällen um Strukturen, die im Plasma liegen. Auch die Hüllen im Anobiumeikern wurden von Buchner als extremes Beispiel protoplasmatischer Zonenbildung um den Kern aufgefaßt. Obgleich die oben besprochenen Strukturen sicher mit denen der Coleopteren verwandt sind, muß ich an Hand meiner Ergebnisse hier jedoch einen andern Standpunkt vertreten.

Solange ich lediglich *Anobium* untersuchte, hielt ich ebenfalls die Zonen für Plasmastrukturen. Die Abgrenzung des Centralkörpers war auf einzelnen Stadien recht deutlich, auf andern konnte ich keine scharfe Grenze feststellen. Auch die allmähliche Differenzierung schien mir für Plasmastrukturen zu sprechen. In meiner Annahme wurde ich noch dadurch bestärkt, daß ich in der Literatur keine gegenteiligen Angaben fand. Erst die vergleichende Betrachtung aller Objekte ließ allmählich in mir die Ansicht aufkommen, daß es doch Kernstrukturen sein müßten; denn die schärfere Begrenzung liegt stets außerhalb der Randzone und nicht etwa zwischen Binnenzone und Centralkörper. Wenn hier überhaupt eine Grenzmembran vorhanden ist, so tritt sie nicht deutlicher hervor als die erste konzentrische Hülle. Auch konnte ich nie, wie Giardina, bemerken, daß durch Schrumpfung eine Trennung der Binnenzone vom Centralkörper erfolgt, sondern daß vielmehr die Randzone sich vom umgebenden Plasma loslöst. Folglich muß sie enger mit dem Kerne als mit dem Plasma verwandt sein. Außerdem erhöht *Niptus* die Beweiskraft

dieses Schlusses; denn wer kann bei Betrachtung seiner klaren Eistrukturen zweifeln, daß sie nur aus dem Kern hervorgegangen sein können? Die Anobien und Curculioniden aber stellen nur eine weitere Entwicklung dar. Bei *Niptus* liegen die Verhältnisse deshalb so einfach, weil anfangs zwischen Zentrum und Grenzlamelle der Randzone gegen das Plasma keine weiteren Hüllen vorhanden sind, die als Kernmembran angesprochen werden könnten; erst auf relativ späten Stadien werden die Anfänge einer Lamellenbildung sichtbar.

So stehen also die untersuchten Käfer allen andern Tieren, bei denen Zonenbildungen beschrieben worden sind, streng gegenüber, indem es die bisher einzig bekannten Fälle sind, wo derartige Strukturen im Kern selbst liegen. Trotzdem glaube ich, daß es sich um vergleichbare und verwandte Einrichtungen handelt, die durch die Funktion der Kernsubstanz entstanden sind. In dem einen Falle ist das tätige Chromatin im ganzen Kern verteilt und erfüllt ihn vollständig; seine Wirkungszonen müssen daher notwendig in das Plasma verlegt werden. In dem andern Falle sind die Chromosomen in dem Kernzentrum vereinigt, und somit bleibt auch im Kern selbst für die Entwicklung der Zonen noch genügend Platz. Eine solche Auffassung wird wesentlich dadurch gestützt, daß es keine Seltenheit ist, daß auch ohne konzentrische Hüllbildungen die Chromosomen nach der Conjugation im wachsenden Eikern sich auf einen engen Raum in der Mitte des Keimbläschens zusammendrängen.



Textfig. 11.
Lacerta stirpium. Teil des Keimbläschens eines Eies von 2 mm Durchmesser. Nach LOYEZ.

LOYEZ (1906) beschreibt von Amphibien, Reptilien und Vögeln Fälle, bei denen sie eine centrale Lagerung der Chromosomen gefunden hat. Bei *Lacerta* sind sie zuerst als feine Fäden im Kern verteilt, später liegen sie viel enger beisammen, das Chromatinknäuel hat dann geringere Ausdehnung. Er wird meist in kreisförmiger Anordnung von Nucleolen umgeben, die von ihm abgesondert worden sind (Textfig. 11). Also auch hier haben wir einen Hinweis auf Stoffwechselvorgänge, die von einem chromosomalen Centrum in den umgebenden Kernraum ausstrahlen. Von den Verhältnissen bei den Reptilien bis zu *Niptus* ist kein weiter Schritt.

Wie BUCHNER (1918) durch seine Untersuchungen über die accessorischen Kerne festgestellt hat, geht die Verknäuelung der Chromosomen

bei Hymenoptereneiern noch weiter. Oft verschmelzen die Tetraden völlig zu einem nucleolenartigen Gebilde, so daß die Individualität des einzelnen Chromosoms nicht mehr erkennbar ist.

Zum ersten Male ist die Verschmelzung der Chromosomen von JÖRGENSEN (1913) bei *Nephelis vulgaris* beschrieben worden. Zunächst sind sie im ganzen Kerne verteilt, erst allmählich erfolgt ein vollständiges Zusammenziehen.

Bei der Eibildung von *Diestramena* schildert VEYDOWSKI (1911—12) ähnliche Vorgänge im Kerncentrum. Obwohl hier keine Zonenbildung vorliegt, die eine Trennung von Kern und Plasma nahelegen würde, kommt VEYDOWSKI auf den Gedanken, nur den Chromosomenknäuel im Centrum als eigentlichen Kern aufzufassen, er nennt ihn Innenkern und bezeichnet das eigentliche Keimbläschen im Gegensatz dazu als Außenkern. Eine sichtbare Begrenzung zwischen beiden besteht in keiner Weise. »Es bildet sich kein neues Kernenchylem und keine neue Membran an der Peripherie des Knäuels, wohl nur aus dem Grunde, daß sich hier der ganze Prozeß nicht im Cytoplasma, sondern innerhalb des Keimbläschens abspielt.« Diese Begründung ist allerdings sehr merkwürdig und scheint mir nicht ganz stichhaltig zu sein. Ähnliche Verhältnisse beschreibt er für *Gordius*.

Aus allen mitgeteilten Angaben geht hervor, daß eine weitgehende Sonderung der Tetraden von den übrigen Komponenten des Eikerns, insbesondere dem Liningerüst keineswegs etwas Ungewöhnliches ist und in dieser Hinsicht die untersuchten Coleopteren durchaus nicht vereinzelt dastehen. Daß mit solcher Ballung, obwohl sie eine beträchtliche Oberflächenverminderung mit sich bringt — man vergleiche damit nur etwa den Eikern eines Selachiers mit seinen mächtig gelockerten Bürstenchromosomen, die die meiste Zeit einen großen Teil des Eikernes erfüllen —, keineswegs eine Einschränkung der an das Chromatin gebundenen Funktion Hand in Hand geht, erscheint auf den ersten Blick auffallend, geht aber aus den beschriebenen Strukturen unzweideutig hervor. Damit komme ich endlich auf die funktionelle Bedeutung der seltsamen Gebilde zu sprechen. Zunächst noch einige Worte über die Herkunft der nucleolenartigen Körnchen, die sich in so großer Zahl in Binnen- und Randzone finden. Haben wir es hier mit einem Übertritt von geformtem Chromatin in diese Zonen zu tun, oder findet der Austausch auf eine färberisch nicht faßbare Weise auf osmotischem Wege statt? Nach v. KEMNITZ (1912) soll eine tierische Membran für Chromatin als kolloidalen Körper nicht durchlässig sein. Wenn ich jedoch zum Beispiel die Bilder von *Sitodrepa panicea* prüfe (Taf. XX, Fig. 6 und 7), muß ich eine andre Ansicht vertreten. Der Zusammenhang der Nucleolen mit dem Chromatin

des Centralkörpers ist so deutlich sichtbar, daß er nicht bestritten werden kann. Ob aber alle Nucleolen in der Binnen- und Randzone auf einen Austritt geformter Chromosomen zurückzuführen sind, möchte ich nicht entscheiden, vielmehr glaube ich, daß wir mit beiden Möglichkeiten rechnen müssen.

Offenbar haben wir den Anstoß zur Bildung dieser Hüllen, wie aus den Ergebnissen vorliegender Arbeit hervorgeht, in der chromatischen Substanz des Kerncentrums zu suchen. Eine vorläufig noch unbeantwortete Frage ist aber, ob sich die Hüllen außen anlegen, ob die letzte also zugleich die jüngste ist, oder ob die Zonen sich dehnen, nach außen rücken und im Innern eine Neubildung erfolgt. Letzteres würde im Sinne Guentherts sein.

Die aufälligen Bildungen legen es nahe, nach Analogien an unbelebten Strukturen zu suchen, um auf solche Weise vielleicht einige gesicherte Anhaltspunkte für die Mechanik ihres Entstehens zu erhalten. Die Eikernstrukturen erinnerten mich lebhaft an das Phänomen der Liesegangschen Ringe, die durch Diffusion in kolloidalen Medien gebildet werden. Ich versuchte dieser Ähnlichkeit, die möglicherweise nicht nur eine rein äußerliche ist, etwas weiter nachzugehen. Zu dem Zwecke setzte ich nach den Angaben Liesegangs folgenden Versuch an: »4 g Gelatine werden in mehrfach gewechseltem destillierten Wasser einige Stunden quellen gelassen. Dadurch beseitigt man die schädlichen Spuren von Chloriden, Phosphaten und Säure, welche in käuflicher Gelatine immer enthalten sind. Dann löst man die Masse, welche man im ganzen auf 100 g gebracht hatte, durch Erwärmen auf 50° C auf. Es ist günstig für die Ringbildung, wenn man die Lösung noch nicht gleich benutzt, sondern sie erst 1—2 Tage stehen läßt. Dann kommen 2 ccm einer wässerigen konzentrierten Lösung von Kaliumbichromat dazu, und 15—20 ccm davon werden auf eine 13 × 18 cm große Platte gegossen. Nach etwa 10 Minuten ist die Lösung zu einer Gallertschicht erstarrt. Auf diese bringt man nun einen größeren Tropfen ($^1/_2$ ccm) einer Lösung von 20—100 g Silbernitrat in 100 ccm Wasser.« Die konzentrischen Ringe traten sehr bald um den Silbernitrattropfen auf. Der Abstand nahm von innen nach außen beträchtlich zu. Bei genauer Beobachtung der Bildung der einzelnen Zonen sah ich, wie am jeweils äußeren Ring an verschiedenen Stellen Silbernitrat diffundierte, die Stückchen wuchsen und sich schließlich zu einer neuen Hülle schlossen. Die Entstehung der Zonen in den Eiern der Käfer stelle ich mir auf ähnliche Weise vor. Es handelt sich wohl auch hier um gelöste Stoffe, die in den umgebenden Kernraum diffundieren und jeweils an der äußersten Schicht zu erneuter Lamellenbildung Anlaß geben, die sich als

Niederschlagsmembranen an der Grenze zweier nicht mischbarer Medien darstellen würden, während wir bei dem LIESEGANGschen Phänomen ein jeweiliges Ausfällen von Silbernitrat vor uns haben. Bekräftigt wird meine Annahme dadurch, daß ich öfter beobachten konnte, daß die äußeren Hüllen noch nicht vollkommen in sich geschlossen waren, sondern einzelne Lücken aufwiesen. Jedenfalls ist mir diese Erklärung wahrscheinlicher, als die von GUENTHERT gegebene, daß die innere Membran sich dehnen und nach außen rücken soll. Sie würde sich auch ungefähr mit der BUCHNERS decken, der den Anstoß der Bildungen bei Hymenopteren-eiern in rhythmisch erfolgenden Sekretionen des Kernes sieht, nur daß dort der ganze Vorgang aus früher angegebenen Gründen ins Cytoplasma verlegt werden muß.

Es könnte vielleicht auf den ersten Blick wundernehmen, daß in zwei so verschiedenen Regionen der Zelle, wie es Kern und Protoplasma sind, so völlig ähnliche Strukturen auftreten können. Aber wir haben noch anderweitige Hinweise dafür, daß das Liningerüst des Kernes zu dem Protoplasma eine weitgehende Verwandtschaft besitzt und daß es fraktionell unter Umständen geradezu an Stelle des letzteren zu treten vermag. Es sei zunächst darauf hingewiesen, daß bei der Spindelbildung Centralspindel und Polstrahlung bald rein protoplasmatischer Herkunft sind, bald ganz im Kerninnern d. h. aus Liningerüst aufgebaut werden können, bald auch aus beiden Teilen stammen. Letzteres kommt bei der ersten Reifespindel vieler Eikerne vor und führt dennoch zu einer Spindelfigur, die wie aus einem Guß erscheint. Auch Pigment, Glykogen und Dotter, alles rein plasmatische Einschlüsse, wurden gelegentlich im Eikern nachgewiesen, so von BUCHNER bei *Rhyssa*, wo im Innern degenerierender accessorischer Kerne eine große Dotterkugel auftritt. Je mehr sich die chromosomalen Bestandteile von dem Liningerüst des Kernes sondern, wie das eben bei den untersuchten Käfern der Fall ist, desto deutlicher vermag natürlich diese Verwandtschaft zum Vorschein zu kommen. So dürften meine Feststellungen über einen neuen Typus wachsender Eikerne nicht nur die Tätigkeit der chromosomalen Substanz während des Eiwachstums in ein helles Licht gesetzt haben, sondern noch zu einer Bereicherung unsrer Vorstellungen über das Wesen der chromatischen Bestandteile des Eikernes geführt haben.

Literaturverzeichnis.

BUCHNER. Praktikum der Zellenlehre I. Berlin 1915.

—— Über die accessorischen Kerne der Hymenoptereneier. Archiv f. mikr. Anat. Abt. II. Bd. XCI. 1918.

GIARDINA. Sull' esistenza di una speciale zona plasmatica perinucleare nell' oocite e su altre questione che vi si connetto. Giorn. Sc. N. Econom. Palermo. Vol. XXV 1904.

GROSS. Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. für Anat. u. Ontog. Bd. XVIII. 1903.

GUENTHERT. Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XXX. 1910.

HENSCHEN. Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gastropoden. Anat. Anz. Bd. XXIV. 1904.

JÖRGENSEN. Zellenstudien I. Morphol. Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Archiv f. Zellf. Bd. X. 1913.

—— Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. R. HERTWIG-Festschrift. Bd. I. 1910.

—— Untersuchungen über Eibildung bei Nephelis vulgaris. Archiv f. Zellf. Bd. III. 1908.

v. KEMNITZ. Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Archiv f. Zellf. 1912.

LAMS. Recherches sur l'oeuf d'Arion Empericorum. Mém. in 4° de l'Académie de méd. de Belgique. 1910.

LIESEGANG. Geologische Diffusionen. Dresden-Leipzig 1913.

LOYEZ. Recherches sur le développement ovarien des oeufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. Anat. micr. Paris. T. XVIII. 1906.

MOLLISON. Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels bei Melolontha. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVII. Heft 3.

VEYDOWSKI. Zum Problem der Vererbungsträger. Königl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1911—1912.

Tafelerklärungen.

Alle Tafel- und Textfiguren sind bei homogener Ölimmersion 2 mm, Compensationsocular 8 von ZEISS mit ABBEschem Zeichenapparat hergestellt.

Sitodrepa panicea.

Fig. 1. Junge Ovocyten. a) Auftreten des hellen Hofes im Keimbläschen. b) Bildung der ersten Membran innerhalb des Hofes.

Fig. 2. Die wabige Struktur des Hofes, der durch feine Fäden mit dem Chromatin des Centralkörpers (*z*) verbunden ist.

Fig. 3. Ei mit erster Entwicklung der Binnenzone (*b*), die schon einige Nucleolen (*n*) enthält.

Fig. 4. Eikerne [Plasma nur angedeutet] mit Binnen- und Randzone (*r*).

Fig. 5. Dotterbildung im Plasma.

Fig. 6. Eikern mit Binnen- und Randzone und deutlichem Übertritt von chromatischer Substanz aus Centralkörper in die Binnenzone. An der Peripherie Dotterschollen.

Fig. 7. Desgleichen, doch hier nur im Innern die Verbindungsfäden der Nucleolen sichtbar. Größte Entwicklung der Zonen.

Fig. 8. Allmähliche Rückbildung der Randzone.



(Aus dem physiologischen Institut der Universität Wien,
Abteilung Professor Kolmer.)

Über Kernveränderungen in Ganglienzellen der Fische.

Von

Prof. Dr. **Nabuyoshi Takahashi**
Chiba (Japan).

Tafel XXI.

Gelegentlich der Durchsicht von Hirnserien, die zum Studium des Ursprunges des Reissnerschen Fadens und seiner Anheftung am subkommissuralen Organ von W. Kolmer angefertigt worden waren, fielen im Gehirn der Fische größere Ganglienzellen auf, deren Kerne sich von allen anderen durch ihre sehr wechselnde Deformierung unterschieden, während die Zellkerne andrer Hirnregionen ausnahmslos am gleichen Individuum die gewohnte runde oder ovale Gestalt aufwiesen. Da es sich durchweg um Objekte handelte, die mit besonderer Sorgfalt lebend konserviert worden waren, so schien ein Kunstprodukt von vornherein ausgeschlossen, und es war mir auch bekannt, daß derartige Vorkommnisse sehr eingehend von E. Holmgren (1) an den Spinalganglien von *Lophius* schon im Jahre 1899 geschildert worden waren. Überraschenderweise scheinen diese Angaben des verdienten schwedischen Forschers von den meisten Anatomen unbeachtet geblieben zu sein, denn wir suchen umsonst einen Hinweis darauf selbst in Besprechungen zytologischer Natur, wie beispielsweise Heidenhains (2) Plasma und Zelle, Marinescos (3) »La cellule nerveuse«, Hertwigs (4) Biologie, den neueren Büchern von Kappers (5), obwohl die an Keim- und Nährzellen beschriebenen verwandten Beobachtungen grundlegender Art Korschelts (6) häufig in der Literatur erwähnt werden. Holmgren selbst hat diese Vorkommnisse neuerdings in seinem neuen Lehrbuche (S. 254) kurz dargestellt und mit einem Mikrophotogramm aus einem Spinalganglion des Dorsches belegt.

Da anfänglich das Vorkommen der Strukturen nur auf einen Kern beschränkt schien, sollte hier ein größeres Material von Fischgehirnen auf das Vorkommen dieser Kernveränderung durchgesehen werden, um zu

ermitteln, ob tatsächlich sich solche Veränderungen nur an bestimmten Örtlichkeiten beobachten lassen oder auch an anderen und ob sie in gleicher Weise motorische, sensible und Schaltelemente betreffen, ferner ob man nach den Befunden sich der von Holmgren gegebenen Deutung des Phänomens anschließen solle.

Die vorliegende Untersuchung ist das Ergebnis der zu diesem Zwecke vorgenommenen Durchsicht einer großen Reihe von Repräsentanten verschiedenster Fischordnungen.

Das Wesen dieser eigentümlichen Erscheinungen am Kerne ist schon in ausführlicher Weise von Holmgren speziell an den Spinalganglienzellen, also an sensorischen Elementen dargestellt worden. Es handelt sich darum, daß wir an einer Seite des Kernes eine anfänglich flache, später tiefer eingreifende Einbuchtung sehen, neben der sich dann noch andere, kleinere entwickeln. In fortgeschritteneren Stadien des Prozesses sieht es dann auf den ersten Blick so aus, als ob von dem tief eingebuchteten Kerne amöboide Fortsätze in das Protoplasma hineinreichten, die manchmal stark gezackt erscheinen, aber zumeist mit spitzen Enden in das Plasma hineinragen. Gewöhnlich finden sich nur ein bis zwei tiefere Einkerbungen des Kernrandes, die nach innen zu oft kompliziert gestaltete Nebenvertiefungen aufweisen, wobei zuweilen der Kern Halbmondfigur annimmt. Zugleich mit dieser Formveränderung sehen wir eine charakteristische Umlagerung des Chromatingerüstes im Kern in der Weise, daß auf der Seite der Einbuchtung die färbbaren Substanzen des Kernes sich am dichtesten zusammendrängen und eine Art von Wandbelag an der Kernmembran bilden. Man sieht neben dieser tiefsten Stelle der Kerneindellung häufig, aber durchaus nicht immer, eine stärker färbbare Partie des Protoplasmas. Und dieser Umstand dürfte es gewesen sein, der Holmgren dazu veranlaßt hat, in dem ganzen Phänomen eine Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma in der Art zu erblicken, daß Chromatin aus dem Kernbestand in das Protoplasma übertrete und auf diese Weise eine Vermehrung des Zytochromatins oder der Nißlschollen erfolge. Da gerade damals die Veränderungen im Zytochromatin im Vordergrunde des Interesses standen und verschiedene Forscher, auch Holmgren selbst, Veränderungen an gereizten und stark funktionierenden Zellen durch Veränderungen der Nißlschollen nachweisen konnten, so faßte dieser Forscher diese Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma als Ausdruck besonders intensiv gereizter oder stark funktionierender Zellen auf. Es wird noch zu erörtern sein, ob die vorliegenden Beobachtungen geeignet sind, nur in dem Sinne Holmgrens gedeutet zu werden, oder ob dafür eine andre Erklärungsweise naheliegt.

Untersucht wurden Sagittalserien und Querschnitte des Zentralnervensystems, vereinzelt auch spinale Ganglien, von Cyclostomen: *Petromyzon fluviatilis* und *Myxine;* von Selachiern: *Spinax*, *Heptanchus*, *Scyllium canicula* und *catulus*, *Mustelus*, *Squalius acanthias*, *Scymnus lichia*, *Rhina squatina*, *Raja clavata*, *Torpedo ocellata*, *Chimaera;* von Teleostiern: *Salmo trutta*, *Cyprinus carpio*, *Carassius vulgaris*, *Gobio fluviatilis*, *Alburnus*, *Tinca*, *Phoxinus*, *Scardinus erythrophtalmus*, *Silurus glanis*, *Myrus*, *Esox lucius*, *Belone*, *Gadus minutus*, *Motella*, *Perca*, *Acerina*, *Serranus cabrillo*, *Cepola*, *Mullus*, *Crenilabrus pavo*, *Zeus faber*, *Gobius fluviatilis*, *Cottus gobio*, *Trigla corax*, *Uranoscopus*, *Blennius*, *Lophius*, *Balistes.* Die Fische, fast alle geschlechtsreif, waren alle lebend konserviert worden, zumeist unter teilweiser Freilegung der Organe, unmittelbar nach der Abtötung in dem Fixierungsgemisch. Das bestand aus gesättigter Bichromatlösung 2, 10% Formol 2, und Eisessig 1, eine Lösung, die erfahrungsgemäß sehr rasch die Gewebe durchdringt und sich, wie die Untersuchung der Sinnesorgane vieler Wirbeltiere ergeben hatte, verläßlich bewährt. Es wurden auch zahlreiche Vertreter der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger, deren Gefäße mit derselben Lösung durchspült worden waren, vergleichsweise berücksichtigt, um zu ermitteln, ob ähnliche Kernveränderungen an den Ganglienzellen dieser Tiere aufzufinden wären, wie Holmgren in seiner zweiten Mitteilung andeutete. (Bei Fischen führt Durchspülung wegen der Capillarverhältnisse fast nie zu günstigen Ergebnissen.)

Bei *Petromyzon* finden sich die eigenartigen Veränderungen ausschließlich in den großen Zellen der Oblongata, in der nächsten Nähe des Calamus scriptorius, welche durch ihre ganz besondere Größe immer ins Auge fallen. Es sind jene Zellen, aus welchen die Kolossalfasern des Rückenmarkes entspringen, möglicherweise Elemente, welche den Zellen, deren Achsenzylinder die Mauthnerschen Fasern bei den Teleostiern abgeben, entsprechen. Diese Zellen zeigen eine besonders große Färbbarkeit und ein ziemlich homogenes Protoplasma. Man findet in diesem Züge von schollenartigen Elementen, die den Nißlschollen ähneln, aber durch ihre stärkere Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin sich doch von diesen unterscheiden. Gerade die größten dieser Zellen zeigen immer an einer Seite des Kernes eine oder mehrere Einbuchtungen, die bald glatt kontruiert, bald zackig ausgezogen erscheinen. An dieser Einbuchtung ist auch die Hauptmasse des Kernchromatins konzentriert, und es entspricht das Bild in vieler Hinsicht den Befunden von Holmgren, mit dem Unterschied, daß ein Austreten von Chromatin aus dem Kern oder eine Beziehung zu einem Zentrosom der Zelle bei diesen Elementen nicht nachzuweisen war (Taf. XXI Fig. 9). Bei mehreren Exemplaren von *Petromyzon* und auch schon bei

älteren Ammocoeten waren es immer speziell nur die größten der angeführten Zellen, welche zu innerst im Marke liegen, die diese Kernveränderungen zeigten, während die andern Zellen gewöhnliche runde oder ovale Kerne aufwiesen.

Im Zentralnervensystem einer ganzen Reihe von Selachiern fanden sich die von Holmgren bei *Acanthias* beschriebenen Veränderungen weder in den Spinalganglien noch im Zentralnervensystem. Mit Ausnahme einiger größerer Zellen des Tectum opticum, die Andeutungen davon aufwiesen.

Am allerauffälligsten trat dagegen die Erscheinung bei verschiedenen Teleostiern auf, und hier gewann man den Eindruck, als ob sie nur auf ganz bestimmte Zellgruppen lokalisiert wäre.

Zuerst und massenhaft zeigte sie sich an einem speziell auf Sagittalschnitten auffallendem Hirnkern, der sich mit Hilfe der Arbeit Goldsteins (7) als der Nucleus magnocellularis strati grisei des Striatums feststellen ließ. Dieser große und auffallende Kern enthält bei allen untersuchten Cyprinoiden eine große Anzahl verhältnismäßig voluminöser, ziemlich dicht gedrängter Zellen, die einen flachen, der Wandung des ersten Ventrikels dicht anliegenden Haufen bilden. In diesem sind wieder die medial und am meisten dorsal gelegenen Zellen am größten, und dann werden die Elemente ventralwärts immer kleiner. Gerade die größten Elemente zeigen die Kerneinbuchtung am exquisitesten, und zwar sieht man Kerne, die an mehreren Stellen eingedellt sind, solche deren Einbuchtung viele kleinere Spitzen trägt, allerlei Formen von Zerschnürungen von Kernen und alle Übergänge zur Amitose. Zweikernige Zellen sind allerdings selten. Dort wo man anfangs solche zwei Zellkerne zu sehen glaubt, erscheint nur ein stark zerschnürter Kern in der Zelle zweimal getroffen. Man kann aber in der Schnittserie konstatieren, daß in einer andern Ebene beide Teile durch eine schmale Brücke noch zusammenhängen. Oftmals weisen auch die einzelnen Kernanteile wieder weitgehende Einbuchtungen und scheinbare Fortsatzbildungen auf. Nicht selten entstehen ganz ungewohnte Bilder von zackigen halbmondförmigen Kernen, wie wir sie in normalen Geweben kaum jemals finden. Die Kerne sind dabei chromatinreich und enthalten neben dichten Chromatinbrocken stark färbbare Nucleolen. Zeichen einer Beziehung zu einem Zentrosom oder einer Sphäre gestattet das Material nicht nachzuweisen. Die Zytochromatinschollen zeigten hier ebenfalls keine Beziehung zur Lage des Zellkerns und der Kerneinbuchtung und waren hauptsächlich randständig. Der Achsenzylinderfortsatz ist an diesen Zellen nicht besonders charakterisiert. Es dürfte sich um sensible Elemente handeln. Die Zellen, die ventralwärts in diesem Hirnkerne liegen, sind fast immer mit runden oder

ovalen normalen Kernen versehen, ebenso wie die in der Umgebung gelegenen kleinen Ganglienzellen auch der übrigen Hirnpartien. Am schönsten läßt sich die Erscheinung bei *Cypinus carpio* studieren. Ebenso deutlich im Nucleus magnocellularis strati grisei von *Tinca* und noch auffallender im Nucleus lateralis tuberis (Goldstein) desselben Tieres, dessen Zellelemente noch größer sind.

Die gleichen Vorkommnisse finden sich ebenfalls am Nucleus magnocellularis bei *Alburnus*, *Phoxinus*, *Scardinius erythrophthalmus* und andern Cyprinoiden (Taf. XXI, Fig. 6, 7, 8). Bei *Silurus glanis* sind sie in dem genannten Kerne nur angedeutet, soweit wenigstens einige etwa 25 cm lange Exemplare erkennen ließen. Mir scheint diese Hirngegend besonders gut vaskularisiert zu sein. Bei *Esox lucius* konnte ich an jüngeren Exemplaren nichts derartiges nachweisen. Bei *Belone* dagegen war die Erscheinung am Nucleus magnocellularis ebenfalls deutlich ausgesprochen, sonst aber nirgends auffallend. Bei *Perca* und *Acerina*, wo dieser Kern ebenfalls eine gute Vaskularisation zeigt, zeigten nur die innersten, dicht unter dem Ependym gelegenen Zellen des Nucleus magnocellularis die Erscheinung. Bei *Serranus cabrillo*, ebenso bei *Cepola rubescens* fand sich davon im Zentralnervensystem nur wenig. Bei ersterem im vorderen Striatum eine kleine Gruppe größerer Ganglienzellen, die Kernveränderungen zeigten, eine ebensolche Gruppe am Rande des Infundibulum, offenbar der Nucleus lateralis tuberis. Bei *Crenilabrus pavo* fanden sich im Striatum, der Ventrikelwand dicht anliegend, eine Gruppe von Zellen, die exquisite deformierte Kerne zeigte. Bei *Zeus faber* fand ich in einem jungen Exemplar keine derartigen Kerne. Bei *Trigla corax* fand sich basalwärts im Striatum ein kleiner aus wenigen konzentrisch gestellten Zellen bestehender Kern, der die Erscheinungen auch schon bei Jungfischen von wenigen Zentimeter Länge deutlich zeigte. Dieser Kern besteht aus verhältnismäßig großen birnförmigen Zellen, und diese besitzen die Kerneindellung alle gegen eine Seite zu, der Mitte des Komplexes zugewendet. Diese Seite der Zelle enthielt einen helleren Raum des Plasmas, in dessen Zentrum in jeder Zelle eine Gruppe von winzigen Zentriolen lag (Taf. XXI Fig. 3). Diese waren meistens 5 an der Zahl. Chromatische Strukturen außerhalb des Kerns, irgendwelche strahlenartige Gebilde oder Substanzstreifen, waren auch bei diesen Zellen, die in hohem Grade sonst die Vorgänge zeigen, die Holmgren an den Spinalganglien von *Lophius* beschrieben hat, nicht nachzuweisen. Aber jedenfalls gelangte man hier zu der Anschauung, daß die Kerneindellung in lokaler Abhängigkeit vom Zentralapparat der Zelle stand, der von einer Art von hellerer aber nicht abgrenzbarer Sphäre umgeben schien. Ältere Exem-

plare von *Trigla*, die über 10 cm lang gewesen wären, standen leider derzeit nicht zur Verfügung. Bei *Alburnus* und bei *Gobius niger* zeigte eine andere Gruppe von Zellkernen ganz ähnliche Eindellungen und Zerschnürungserscheinungen. Es handelte sich um eine Zellgruppe, die zentral im Anfange des Rückenmarks gelegen, die Wandungen des Zentralkanals, unmittelbar wo er in den Calamus scriptorius übergeht, umgibt. Es sind durchweg sehr große Zellelemente, und es scheint auch hier die Vakularisation der Gegend eine sehr geringe zu sein (Taf. XXI Fig. 2). Das Hauptuntersuchungsobjekt Holmgrens, *Lophius*, wurde in zwei Exemplaren durchmustert. An den Spinalganglien dieser Exemplare war die Kernveränderung häufig aber in den Details nicht so ausgesprochen, wie an anderen Orten und an den Abbildungen Holmgrens. Große Elemente in den verschiedenen Regionen des Zentralnervensystems wiesen die Veränderung nicht auf. Vor allem wurde sie auch vollständig in den zuerst von Fritsch beschriebenen riesigen Zellen, die der Oblongata und dem obersten Markteile aufliegen, vermißt, trotzdem diese Zellen fast mit freiem Auge sichtbare Elemente sind. Die entsprechenden Zellen bei *Uranoscopus* und *Balistes capriscus* wiesen ebenfalls wie übrigens auch die sonstigen größeren Zellen dieser Tiere einen Mangel der Erscheinung auf. Bei *Uranoscopus* fand sie sich dagegen in den großen Zellen der Formatio bulbaris des vordersten Hirnanteils sehr deutlich (Taf. XXI Fig. 5).

Während das Zentralnervensystem von *Squalius cephalus* wenig auffallende Kernformen zeigte, waren die Ganglien, speziell das Trigeminusganglion eine Fundgrube von auffallend deformierten Kernen, dabei waren es in diesem Ganglion wieder hauptsächlich die größten Zellindividuen, die die Erscheinung aufwiesen, und bei diesen fand sich die interessante Erscheinung, daß die Kerne mit ihrer Delle dem Zellzentrum mit ihrer Konvexität dem Achsenzylinderfortsatz zugewendet waren, in dessen unmittelbare Nähe der ganze Kern gerückt schien. Sonst werden ja für gewöhnlich die Kerne vom Achsenzylinderfortsatz weg orientiert gefunden, da dieser in der Richtung des Zellzentrums von der Zelle zu entspringen pflegt. Auf diese Erscheinung hat schon Holmgren hingewiesen.

In den Spinalganglien von *Phoxinus* fanden sich Kernveränderungen nur an vereinzelten Zellen. Bei *Salmo trutta* fanden sich große Zellen, in der Gegend des Infundibulums, der Nucleus lateralis tuberis, die die Veränderung aufwiesen, während die andern Elemente in den verschiedensten Regionen überall unveränderte Kerne zeigten. Bei *Gadus minutus* finden sich dieselben auffallenden Kernveränderungen im Nucleus magnocellularis, der etwas kaudaler gelegen ist als bei den Cyprinoiden. Auch hier sind es wieder die am meisten dorsal und kaudal gelegenen Zellelemente,

welche die stärkste Veränderung aufweisen. An ihnen bemerkt man auch Zeichen von Neuronophagie, die gelegentlich möglicherweise bei älteren Exemplaren andrer Teleostier an diesen Zellen angedeutet sind.

Die vorstehenden Befunde zeigen, daß die beschriebenen eigenartigen Veränderungen an zwei Kategorien von Nervenzellen sich nachweisen lassen, an den spinalen sensiblen Elementen und an Zellen, welche wir den Schaltelementen zurechnen können, während es vorläufig nicht sicher ist, ob auch echte motorische Zellen diese Kernveränderung zeigen. Wir sehen ferner, daß es so ziemlich Zellen der gleichen Lokalisation bei verschiedenen Teleostiern und entsprechende Elemente auch bei den Cyclostomen sind, an denen sich diese Veränderung beobachten läßt. Sie werden immer an sehr großen, wenn auch nicht immer an den größten Elementen des gesamten Nervensystems des betreffenden Tieres, ziemlich unabhängig von Alter und Größe des Individuums, gefunden, und wenn in einer Zellgruppe vorhanden, sind sie am auffälligsten in den größten Zellindividuen dieser Zellgruppe und zumeist in solchen, welche den inneren Begrenzungsflächen des Neuralrohres zunächst gelegen sind. Kleine Ganglienzellen und solche gewisser Lokalisation, wie beispielsweise im Ganglion vestibulare bleiben davon frei. Holmgren hat für die von ihm entdeckte Erscheinung die Erklärung gegeben, daß sie der Ausdruck eines Stoffaustausches zwischen Kern und Protoplasma ist und sich speziell in gereizten oder besonders lebhaft funktionierenden Zellen finde, in voller Analogie mit den an Ei und Nährzellen sowie Drüsenzellen von Korschelt bei Insekten, P. Mayer bei Arthropoden beobachteten Erscheinungen. Ist diese Auffassung richtig, so müßte man erwarten, daß diese Veränderung an sensiblen Elementen nicht nur, sondern auch an motorischen, zumindest gelegentlich bei Durchmusterung so vieler Individuen, wie sie dieser Arbeit zugrunde liegt, gefunden werden müßte. Das ist aber keineswegs der Fall, und wir können nicht annehmen, daß etwa bei Teleostiern speziell nur immer der Nucleus magnocellularis strati grisei sich im Reizungszustand befinde und dann wieder von allen seinen Zellen gerade immer die am meisten medialwärts und dorsalwärts gelegenen den stärksten Zustand von Aktivität aufweisen. Dasselbe gilt von den angeführten Zellen der Oblongata. Man könnte nun etwa die Ursache der Erscheinung in der besonderen ungewöhnlichen Zellgröße der Elemente suchen, doch finden sich, wie erwähnt, größere Zellen bei Selachiern und Teleostiern, welche diese Erscheinung am Kerne nicht aufweisen. Hier möchte ich vor Allen die medianwärts der Oblongata und dem Rückenmark anliegenden, vielfach geschilderten riesigen Elemente anführen, welche sich bei *Lophius*, *Uranoscopus*, *Balistes* und einer

ganzen Anzahl andrer Fische finden (man vergleiche die diesbezügliche Zusammenstellung in der vergleichenden Anatomie von KAPPERS [4]). An diesen Zellen, die ich im besten Konservierungszustande an Sagittalserien von *Lophius* und *Uranoscopus* und *Balistes* untersuchte, finden wir wohl gelegentlich etwas in die Länge gezogene ovale, sehr große Kerne, doch gar nichts von den Erscheinungen, die den Gegenstand dieser Untersuchung bilden. Auch die mächtigen Elemente des Nucleus electricus bei *Torpedo* sowie die beiden großen elektrischen Zellen von *Malopterurus* sowie bei vielen Teleostiern die großen MAUTHNERschen Zellen lassen diese Erscheinung vermissen. Desgleichen die größeren einzelstehenden Zellindividuen verschiedener motorischer Kerne. Dagegen gewinnt man durchaus den Eindruck, daß überall dort, wo die Erscheinung exquisit auftritt, es sich um dicht gedrängt stehende große Elemente handelt, deren Ernährungs- und Atmungsbedingungen als relativ ungünstige bezeichnet werden müssen, während gleichgroße oder noch weit größere Elemente, wenn sie unter günstigen Ernährungs- und Atmungsbedingungen stehen, wie die angeführten motorischen Elemente oder die Zellen der elektrischen Kerne oder die sensiblen Elemente von besonderer Größe, wie die dorsalen Zellen von *Lophius* und *Uranoscopus*, die von reichlichen Kapillaren nicht nur umspült, sondern sogar durchbrochen werden, diese Erscheinung nicht aufweisen. Wir können uns also zur Erklärung der Erscheinung vorstellen, daß es ungünstige Stoffwechselbedingungen sind, welche sich durch die Größenzunahme der Zellelemente ergeben, wenn nicht gleichzeitig durch die Lage und Anordnung von Blutgefäßen für eine besonders ausgiebige Versorgung der Zellen Sorge getragen ist. Daß es sich höchst wahrscheinlich um eine Wechselwirkung zwischen Protoplasma und Kern auch hier handelt, der durch die Vergrößerung der Kernoberfläche in möglichstem Maße Rechnung getragen wird, muß in Übereinstimmung mit HOLMGREN angenommen werden. Daß dagegen diese Wechselbeziehung darin besteht, daß korpuskuläre ungelöste Substanzen etwa als Bildungssubstanzen für das Zytochromatin in ungelöster Form durch Poren den Raum des Kernes verlassen, dafür ließ sich in den vorliegenden Präparaten keinerlei sicherer Anhaltspunkt gewinnen. Es erscheint im Gegenteil die Kernmembran überall, auch bei den ausgiebigsten Faltungen kontinuierlich erhalten.

Sollen wir nun den ganzen Vorgang als Amöboidismus des Kernes bezeichnen? Auch das ist nicht ohne weiteres zuzugeben. Denn es ist keineswegs auf den zahlreichen untersuchten Bildern der Eindruck zu gewinnen, daß etwa der Kern aktiv Fortsätze bildet und sich mit diesen in das Protoplasma hineinerstreckt, wie wir es für manche der an den

Zellen der Insekten beobachtbaren Kernformen annehmen können, zu welchen ich in erster Linie die Spinndrüsenzellen der Raupen zählen möchte. Bei diesen sind die Fortsätze am Ende einigermaßen abgerundet, während in unserem Falle viel eher der Eindruck entsteht, daß es im Gegenteil das Protoplasma ist, das wahrscheinlich bei einer gleichzeitigen Verminderung des Turgors des Kernes, den Kern an einer oder mehreren Stellen gleichzeitig einbuchtet. Als höchsten Grad der Erscheinung werden wir dann die Fälle von vollständiger und unvollständiger amitotischer Kernzerschnürung mit gleichzeitiger Fortdauer der Erscheinung an den schon geteilten Kernpartien auffassen können. Wahrscheinlich werden die Vorgänge durch Flüssigkeitsverlust des Kernes, also Turgorabnahme, eingeleitet. Es sei erwähnt, daß bei den höheren Wirbeltieren, den Vögeln und Säugern besonders gut erhaltene Ganglien und Zentralnervensysteme reichlich untersucht wurden, ohne daß sich entsprechende Erscheinungen hatten beobachten lassen. Es kommen wohl gelegentlich amitotische Kernzerschnürungen zur Beobachtung, so etwa im Ganglion habenulae junger Hunde. Doch in ihrer relativen Häufigkeit bleiben die Beobachtungen auf die Fische beschränkt, deren Nervensystem weniger gut vaskularisiert ist als das andrer Wirbeltiere.

Literatur.

1. Holmgren, E. Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius Lin. Anat. Hefte. Bd. XII. 1899.
—— Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XV. 1900.
—— Lärobok i Histologi. 1920.
2. Heidenhain. Plasma und Zelle. 1911.
3. Marinesco. La cellule nerveuse. 1909.
4. Hertwig. Allgemeine Biologie. Neueste Auflage.
5. Kappers, A. Ths structure of the Teleostean and Selachian Brain. Journ. of Comp. Neurology. Vol. XV. 1905.
—— Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere. Haarlem, De Erven Bohn, 1920.
6. Korschelt. Über Kernstrukturen und Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. XLVII. 1896.
—— Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. IV. 1889.
7. Goldstein, K. Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische (nebst einigen Beiträgen über Mittelhirn und Kleinhirn derselben). Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXVI. 1905.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparats mit Zeiss-Apochr. 1,5 mm, 1,30 Apert. teils mit Compensationsoc. Nr. 2, teils mit Nr. 4 in der Höhe des Objekttisches entworfen.

Fig. 1. *Squalius cephalus*, Gruppe von Zellen des Ganglion Gasseri Comp.-Oc. 4.

Fig. 2. *Gobius niger*. Zellen aus der Umgebung des Calamus scriptorius, wie 1.

Fig. 3. *Trigla corax*. Gruppe von Zellen aus einem Kern des Corpus striatum mit lokalisierter Eindellung sphärenartiger heller Partien, in deren Mitte Centriolengruppen. Wie 1.

Fig. 4. *Perca fluviatilis*. Elemente mit deformierten Kernen aus einer Zellgruppe, die unmittelbar dem Ependym des 1. Ventrikels medial im Striatum anliegt. Wie 1.

Fig. 5. *Uranoscopus scaber*. Große Zelle der Formatio bulbaris des Vorderhirns mit ausgesprochener Kernveränderung. Wie 1.

Fig. 6. *Cyprinus carpio*. Gruppe von Elementen des Nucleus magnocellularis strati grisei, mit verschiedenen Stadien der Kerneindellung. Wie 1.

Fig. 7. Hochgradige Kernveränderung des Zellkernes von *Cyprinus carpio*. Comp.-Oc. 2.

Fig. 8. Kernzerschnürung und Eindellungsbilder des gleichen Kernes. Wie 7.

Fig. 9. *Petromyzon*. Ursprungszelle der größten Kolossalfaser am Anfang der Oblongata nächst dem Calamus scriptorius mit Schollenbildung. Vergr. wie 7.

Aus dem II. zoologischen Institut der Universität Wien.

Bemerkungen über den Bau einiger Zellen von Ascaris megalocephala mit besonderer Berücksichtigung des sogenannten Chromidialapparates.

Von

W. J. Kulmatycki.

Tafel XXII—XXVI.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

Der Titel der vorliegenden Arbeit sollte eigentlich früher anders heißen, nämlich »Über den sogenannten Chromidialapparat bei *Ascaris megalocephala*«. Die Frage der »Chromidien« war vor einigen Jahren der Gegenstand einer lebhaften Diskussion, die jedoch ohne zu irgendwelchen

definitiven Erfolgen zu gelangen, in letzter Zeit viel lahmer wurde und deshalb eine endgültige Lösung braucht. Es sind viele Fragen offen, z. B. 1. die Existenz der »Chromidien«, 2. die Abstammung der »Chromidien«, 3. die Zugehörigkeit der »Chromidien«. Das sind die Fragen, welche bis jetzt so strittig und sich widersprechend beantwortet wurden, daß sie wirklich nicht mit einem Erfolg gelöst sind. Die Frage der Existenz der »Chromidien« ist verschieden beantwortet worden. Die einen Autoren betrachten »Chromidien« als Kunstprodukte, welche die Folge der schlechten und ungenügenden Behandlung der Präparate sind, andre aber stellen ihre Existenz in fast allen Zellen des Ascaridenkörpers und auch bei andern Tieren in Zweifel. Andre wieder wenden auf verschiedene Plasmakomponenten die Bezeichnung »Chromidien« an, andre nicht. Der erste, welcher die »Chromidien« in der Metazoenzelle festgestellt hat, war Goldschmidt. Er gründete diesen Begriff auf Grund der Untersuchungen bei den großen Ascariden und zwar *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. Bei diesen Tieren beschrieb er sie, gab ihnen den Namen und glaubte festzustellen, daß sie aus dem Kerne stammen. Seine Arbeit rief ein großes Interesse hervor. Mehrere Autoren haben seine Befunde kontrolliert, jedoch meistens in ungenügender Weise. Man untersuchte nur eine oder zwei Zellarten des Körpers von *Ascaris megalocephala*, und auf Grund der Befunde leugnete man im allgemeinen, auch in andern Zellarten, die Möglichkeit der Existenz von diesen Gebilden. Das war eine Richtung. Die andern Autoren untersuchten andre, kleine *Ascaris*-Arten, und da sie bei diesen Tieren nichts Analoges gefunden haben, leugneten sie die Existenz derselben auch bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides*. Die dritten schwuren in verba magistri, und ohne die Frage einer näheren Diskussion zu unterwerfen, entwickelten sie Goldschmidts Ansichten weiter, ohne selbst festzustellen, was an seinen Befunden Wahres und was Falsches wäre. Erst die kleine Notiz von Hirschler (1910) brachte etwas Licht in diese verwickelten und unklaren Zustände, indem er seine Untersuchungen erstens an demselben Objekt, und zwar *Ascaris megalocephala*, ausführte, und weiter, weil er alle Zellen des Wurmes, nicht aber nur gewisse untersuchte. Jedoch auch diese Arbeit brachte keinen Erfolg, da nämlich die dritte Frage, was eigentlich die »Chromidien« sind, nicht beantwortet wurde. So blieb also die ganze Frage der »Chromidien« offen und immer noch strittig. Deshalb um sie, wenn nicht endgültig zu lösen, dann wenigstens etwas näher zu erörtern, habe ich diese Arbeit auf Anregung des Herrn Prof. Dr. H. Joseph begonnen, dem ich für diese Anregung, sowie freundliche Unterstützung beim Untersuchen an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank sage.

Wie oben bemerkt, sollte der Titel dieser Arbeit etwas anders lauten, wie es der Fall ist. Der Rahmen dieser Arbeit wurde viel größer als ich es anfangs beabsichtigte, da ich einerseits so viele strittige Fragen, was die Zellstrukturen usw. bei *Ascaris megalocephala* anbelangt, fand, anderseits stimmten meine Beobachtungen nicht mit den bisherigen Ergebnissen andrer Forscher überein, so daß ich mich neben dem Chromidialapparat auch mit diesen Fragen beschäftigen mußte, und meine Arbeit zu einer Kontrolle der bisherigen Befunde in mancher Hinsicht wurde. Daher wurde der Umfang der Arbeit recht erweitert; ich glaube jedoch, daß die Arbeit selbst nicht dadurch verloren hat, indem eine so genaue Untersuchung ermöglicht, die Befunde über »Chromidien« und andre Zelleinzelheiten zu vergleichen. Die Arbeit ist in zwei Teile zerlegt, in einen beschreibenden, in welchem die »Chromidien« sowie andre Zelleinzelheiten beschrieben sind, und die Literatur besprochen ist, und in einen zweiten, theoretischen, in dem ich versuchen werde, die »Chromidien« bei *Ascaris megalocephala* in ihrer Natur zu besprechen und die Frage zu lösen, was sie eigentlich sind.

Bevor ich zum beschreibenden Teile übergehen werde, will ich an dieser Stelle dem Leiter des II. zoologischen Institutes an der Universität Wien, dem Herrn Hofrat Prof. Dr. B. Hatschek für die Erlaubnis, in seinem Institute arbeiten zu können, meinen Dank sagen. Dem Herrn Prof. Dr. H. Joseph danke ich nochmals herzlichst für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die freundliche und immer bereite Hilfe während der Zeit meiner Arbeit im Institute.

B. Beschreibender Teil.

I. Material und Methoden.

Die Tiere, welche das Material meiner Untersuchungen bildeten, bekam ich immer aus dem Wiener Pferdeschlachthaus. Die Tiere wurden sofort nach dem Tode des Pferdes dem Darme entnommen und entweder an Ort und Stelle in die Konservierungsflüssigkeiten eingelegt oder in einem Thermophor in das Institut gebracht und dort erst fixiert. Im Thermophor wurden die Tiere entweder in einer physiologischen Kochsalzlösung (0.75%) auf + 37° C erwärmt oder in dem Pferdeinhalte selbst transportiert. Die zweite Methode erwies sich mit der Zeit als eine minderwertige, indem die Temperatur des Darminhaltes doch beim Herausnehmen immer etwas sinken mußte, was bei der ersten Art des Transportes nicht der Fall gewesen. Was die Fixierung der Tiere anbelangt, so wurden sie entweder in kleinere Stücke zerschnitten und dann in die Konservierungsflüssigkeit eingelegt, oder die Tiere nach dem Rezept von Bílek behandelt, indem die Würmer in Schalen ausgespannt, stellenweise

angeschnitten und dann dem Einwirken des Fixationsmittels ausgesetzt wurden. Nach dieser zweiten Art der Behandlung wurden, wie es Bílek empfiehlt, die Tiere nicht ausgewaschen, sondern in 50% Alkohol überführt und dann erst bei Anwendung des 96% Alkohols in kleinere Partieen von ungefähr 5 mm Länge zerschnitten und weiter behandelt. Die Stücke wurden meistens längere Zeit (bis 48 Stunden) im absoluten Alkohol gehalten, und dann erfolgte die Einbettung in Paraffin nach dem Überführen durch Xylol. Das Zerschneiden der Tiere in kleinere Stücke ist viel mehr zu empfehlen als das Fixieren der ganzen Tiere, da die Größe der Tiere einen sehr schlechten Einfluß auf die Erfolge der Fixierung ausübt. Natürlich fand das Konservieren in toto immer nur dort statt, wo es die Natur der Flüssigkeit erlaubte. Beim Anwenden von Bendaschen, Flemmingschen, Herrmannschen Lösungen oder der 2% Osmiumsäure wurden die Würmer immer in Stücken, die 2—3 mm Länge besaßen, zerlegt. Auch das längere Verweilen in den Alkoholen, wenn es sich um den Nachweis der Mitochondrien handelte, wurde sehr peinlich vermieden.

Als Fixiermittel wurden angewandt: 2% Osmiumsäure (5, 8 und 14 Tage Einwirkung bei einem sehr reichen Überschuß der Flüssigkeit, indem 1 cm³ in 4—5 cm³ der Osmiumsäure eingelegt wurde), Herrmann (über 3 Wochen), Flemming (8 Tage, auch längere Zeit), Mitochodriengemisch von Benda (1% Chromsäure — 15 cm³, 2% Osmiumsäure — 4 cm³, Eisessig 3 Tropfen), gesättigte Sublimatlösung, weiter Sublimatalkohol, Pikrinsublimat, nach Schaffer, Pikrinsublimat nach Rabl, Sublimateisessig, Carnoy-Gemisch (normal), Carnoy-Gemisch modifiziert nach Bílek (12 Teile Alkohol absol., 6 Teile Chloroform, 1 Teil Eisessig), Perényische Flüssigkeit, Formol (5 und 10%), Formolalkohol. Die Zeit des Einwirkens einzelner Flüssigkeiten wurde nach den Angaben einzelner Autoren, von welchen die Angaben über die Flüssigkeiten stammen, festgesetzt. Als beste Konservierungsflüssigkeit fand ich die 2% Osmiumsäure, welche sich für alle Zwecke gut eignet und meistens sehr schöne Bilder, besonders, was die Strukturen des Plasmas anbelangt, gibt; in dieser Hinsicht stimme ich vollständig mit Hirschler überein, welcher auch die reine Osmiumsäure empfiehlt. Am zweiten Platze sind die Osmiumsäuregemische zu nennen, und zwar Flemming original sowie nach Benda modifiziert, weiter Hermann (besonders für die Fibrillenteile, welche in die Subcuticula eintreten). Auch Carnoy (sowohl original, wie auch nach Bílek) fixierte sehr gut das Plasma. Die anderen Sublimatgemische leisteten auch ganz gute Dienste.

Von den Färbemitteln wurden meistens diese angewandt, welche von andern Autoren angegeben wurden, indem es sich in erster Linie um die

Kontrolle handelte. Und zwar wurden gebraucht: Hämatoxylin-Eisenalaun nach M. Heidenhain, Hämatein I A nach Apáthy, Hämatoxylin nach R. Heidenhain, Saures Hämatoxylin nach Ehrlich, Hämatoxylin nach Delafield, Methylgrün-Fuchsin-S. Orange (Triazid nach Ehrlich), Bendasche Mitochondrienfärbung, Thionin, Pikrinsäure-Säurefuchsinlösung (van Gieson), Eosin. Zum eventuellen Nachweis des Elastizität der Faserplatten im Oesophagus wurde Orzein angewandt, ohne einen positiven Beweis zu liefern. Über die Färbemittel habe ich nichts neues und besonderes hinzuzufügen. Meine Erfolge stimmen fast vollständig mit denen andrer Autoren überein. Eines muß ich betonen, daß die Präparate, mit 2% Osmiumsäure fixiert, die schönsten Bilder geben. Mittelst dieser Methode kann man sehr schön die einzelnen Zellplasmateile und Komponenten fixieren und färben, ohne sich an die andern Färbemittel halten zu müssen. Die Bilder, welche man mit der Osmiumsäure bekommt, sind sehr schön und deutlich, obwohl man hier nur mit einer Farbe arbeitet, und zwar mit Schwarz und dessen Abstufungen nach unten. Trotzdem sind die einzelnen Teile so prägnant voneinander unterschieden, daß man gar keine andre Färbemethode anzuwenden braucht. Nach den mit Osmiumsäure behandelten Präparaten sind sehr viele von meinen Abbildungen hergestellt, und ich glaube, man kann die Verhältnisse des Plasmaleibes bei *Ascaris* vollständig genau nur bei Anwendung der 2% Osmiumsäure ohne andre Methoden studieren. Sogar das Studium der Stützfibrillen in den Muskelzellen kann sich mit diesem Mittel begnügen. Die ersten vollkommen deutlichen Präparate, an welchen ich zuerst den Austritt der Stützfibrillen der Muskelzellen in die Subcuticula beobachtete, wurden mit 2% Osmiumsäure (Einwirkungszeit 8 Tage) hergestellt; sie zeigten auch sehr schön den Verlauf der Fibrillen und ihre Anordnung in der Subcuticula und könnten vollständig zum Studium derselben genügen. An Präparaten, die mit andern Methoden behandelt wurden, ist gar nichts neues zum Vorschein gekommen. Dabei muß man bemerken, daß die Osmiumsäuremethode sich viel besser zum Studium der Stützfibrillen in der Sarcachse, zwischen den Muskelleisten sowie in der Subcuticula, wie in dem Zellkörper, eignet. Für Darstellung der Stützfibrillen in dieser Gegend der Zelle eignen sich viel besser Flemming- und Sublimatgemische. Schließlich möchte ich einige Bemerkungen machen über das Reizen der Tiere, zum Zwecke des Hervorrufens einer intensiveren Bewegung und dadurch der Muskeltätigkeit. Als Reizmittel benutzte ich zuerst Alkohol, so wie es Goldschmidt (1905 S. 77) angibt. Die kleinen Quantitäten von Alkohol brachten keinen Erfolg, trotzdem die Versuche viele Male wiederholt wurden. Die größeren Quantitäten von Alkohol rufen zwar eine Be-

wegung hervor, daß man aber von einer besonderen und auffallenden Steigerung der Bewegung sprechen kann, davon ist keine Rede. Diese Steigerung der Bewegung erstreckt sich auf eine sehr kurze Zeit, nämlich auf 2—3 Stunden. Größere Quantitäten von Alkohol beeinflußten sehr schlecht die Gesundheit der Tiere, so daß sie bei Anwendung dieses Mittels höchstens 5—6 Stunden am Leben geblieben sind. Kleine Quantitäten von Alkohol verursachen keine Steigerung der Beweglichkeit der Würmer. Die Tiere verhalten sich vollständig ruhig, so wie ohne Hinzufügen von Alkohol und führen ihre gewöhnlichen Bewegungen aus, wie in physiologischer Kochsalzlösung. Am zweiten Tage waren sie immer viel lahmer, als am vorigen und im Laufe des dritten Tages erfolgte gewöhnlich der Tod. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Tiere in vollständig gutem Zustande sich nur während des ersten Tages, nach dem Zusatze von Alkohol, befunden haben; während der nächsten zwei Tage tritt bei den Würmern eine Ermüdung und ein außergewöhnlicher Zustand ein.

Das Tetanisieren mittels des elektrischen Stromes wurde als ein sehr unnatürlicher und künstlicher Reiz nicht gebraucht, da es mir selbstverständlich erschien, daß nach dem Anwenden dieses Verfahrens die Zellstrukturen entweder zugrunde gehen oder sehr stark künstlich verändert werden müssen und deshalb auch die Behauptung von Bílek, die »Chromidien« Goldschmidts, die man in größerer Zahl nach dieser Methode herstellen kann, nichts andres wie die zerrissenen Stützfibrillen sind, denkbar ist. Aus diesem Grunde blieb das Tetanisieren mittels des elektrischen Stromes außer Betracht.

Dagegen wurde eine andre Art des Reizes, und zwar das Erhöhen der Temperatur, versucht, wobei ich fast dieselben Ergebnisse wie beim Anwenden von Alkohol bekommen habe. Bei der Anwendung der Temperatursteigerung bis + 38° C bewegen sich die Tiere etwas rascher wie bei + 35° C. Das dauert jedoch nur kurze Zeit (8—9 Stunden). Nach Ablauf dieser Zeit werden die Bewegungen lahmer, bis sie am zweiten Tage im ganzen zum Stillstand kommen. Am dritten Tage wurden die Tiere immer vollständig erschöpft am Grunde der Gefäße bewegungslos gefunden. Die Tiere waren jedoch am Anfang des dritten Tages gewöhnlich lebendig, und man konnte bei ihnen sehr schwache Bewegungen dadurch hervorrufen, daß man die Temperatur auf + 32° C bis + 30° C heruntersinken ließ. Bei dieser Temperatur konnte man noch schwache Bewegungen der Tiere beobachten und damit den Beweis haben, daß die Würmer trotz ihres elenden Zustandes noch lebendig waren. Das Erhöhen der Temperatur auf + 38° C bis + 42° C bringt ähnliche Erfolge, wie der Zusatz von größeren Alkoholquantitäten. Die Tiere bewegen sich durch

$1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ Stunden etwas heftiger, wie bei normaler Temperatur. Meine Versuche mit dem Steigen der Temperatur sind vollständig übereinstimmend mit denen von WEINLAND, welcher folgendes feststellen konnte: Erwärmen über 40° C bewirkt zunächst übermäßige, lebhafte Bewegung der Tiere, der aber nach nicht sehr langer Zeit (einige Stunden bis einen Tag) der Tod folgt (S. 59).

Weiter wurden die Kombinationen der beiden Reize, die Erhöhung der Temperatur und Zusatz von Alkohol angewendet. Es wurden kleinere und größere Mengen von Alkohol zur physiologischen Kochsalzlösung bei höheren und niederen Temperaturen zugesetzt. Diese Kombinationen brachten auch keinen Erfolg. Es wurde beobachtet, daß Alkohol im allgemeinen ein viel weniger reizender Faktor ist, wie die Unterschiede der Temperatur, da die Resultate mit und ohne Alkohol immer dieselben waren. Es erscheint deshalb ganz frappant, wie GOLDSCHMIDT mit dem Zusatz von Alkohol heftige Bewegungen und dabei noch so heftige, wie er beschreibt, (». . . daß die Würmer ungewöhnlich lebhaft wurden. Sie schlangen sich wie wild durcheinander, bäumten auf und gebärdeten sich wie toll.« S. 77; . . . »daß die heftig erregten Würmer eine ungewöhnliche Muskeltätigkeit entwickelten« S. 78 ex 1905) erwirken konnte. Es wurde gar nichts von diesem heftigen »Bäumen« usw. bei, von mir ausgeführten, Versuchen beobachtet, trotzdem die Versuche viele Male wiederholt wurden. Man konnte mit diesen Mitteln, welche GOLDSCHMIDT anführt, keine größere Muskeltätigkeit hervorrufen. In dieser Hinsicht stimmen meine Beobachtungen mit denen von KEMNITZ überein, welcher auch keinen Erfolg mit Alkoholreizen gehabt hat.

Die andern Reizmittel, welche VON KEMNITZ angibt, (wie alkoholische Phenolphtaleinlösung, »Santonin«) wurden als erfolglos bei den VON KEMNITZschen Versuchen nicht probiert. Die Temperatursteigerung kann man als einen Reiz angeben, der doch eine etwas stärkere Muskeltätigkeit bei den Würmern hervorrufen kann, da ich bei der Anwendung derselben zwar einen geringen, aber doch einen Erfolg hatte. Man muß jedoch beim Anwenden dieses Reizes beachten, daß die Tiere viel schneller zugrunde gehen, wie beim Alkoholreizen, was man aus den GOLDSCHMIDTschen sowie meinen Versuchen durch das Vergleichen der Lebensdauer sowie des Grades der Ermüdung der Tiere sehr leicht ersehen kann.

II. Verdauungskanal.

1. Oesophagus.

Der Oesophagus bei *Ascaris megalocephala* ist proportionell der Länge des Tieres ausgebildet, und seine Länge ist von derselben abhängig; die meisten Tiere haben einen Oesophagus, der bis 15 mm lang sein kann.

Der Oesophagus bildet eine zylindrische Röhre, deren Querschnitt (ungefähr 1 mm Durchmesser) am Anfange dünner ist, wie am Ende. Der erweiterte Teil des Oesophagus grenzt an den Mitteldarm. Zwischen dem erweiterten Teile und dem Mitteldarm befindet sich bei *Ascaris megalocephala* eine kurze Verengung (Durchmesser 1,7 mm). Der Übergang vom Oesophagus in den Mitteldarm erfolgt auf diese Weise, indem entweder der Mitteldarm dicht an den Oesophagus grenzt, oder der Oesophagus ragt in den Mitteldarm, so daß letzterer eine Art von Scheide bildet, die, wie oben bemerkt, von allen Seiten den Oesophagus umgibt. Außerdem kann der Darm an der Grenzstelle der beiden Darmabteilungen zwei seitliche, sehr kurze (makroskopisch schwer nachweisbare) Divertikel besitzen, die auf einer Strecke in der Richtung des Vorderendes den Oesophagus begleiten. Ihr Durchmesser beträgt ungefähr die Hälfte des Oesophagusdurchmessers an dieser Stelle.

Der Oesophagus ist von einer strukturlosen Membran nach außen begrenzt, welche der Grenzlamelle des Mitteldarmes gleichzusetzen ist, da sie in dieselbe direkt übergeht und mit Farbstoffen sich recht ähnlich färbt. Das dreieckige Lumen des Oesophagus ist von einer homogenen, cuticularen Schicht ausgekleidet. Die Cuticula ist im ganzen Oesophagus von derselben Dicke, nur in den äußersten Kanten, dort, wo sich die Stützfasern der Kantenzellen anheften, zeigt sie eine Verdickung. Diese Verdickung beträgt ungefähr das Doppelte der andern Cuticulastellen. Diese Verdickungen dürften wohl als Schutzvorrichtungen gegen das eventuelle Zerreißen dieser Cuticulastellen, welche doch am meisten dem Zuge der Muskelkontraktionen ausgesetzt sind, dienen. Die innere Cuticula ist desselben Ursprunges wie die äußere; nur wird sie mit Farbstoffen anders tingiert, wie die erstere. Eine Kante des Oesophaguslumens entspricht immer genau der ventralen, medianen Linie, während die andern Kanten eine Lage besitzen, die einer dorsoventralen Orientierung entsprechen. An Querschnitten dieser Gegend kann man ohne weiteres die ventrale und dorsale Seite des Tieres unterscheiden, was an den Mittelkörperregionquerschnitten nicht der Fall ist.

Am Aufbau des Oesophagus nehmen folgende Zellen teil: 1. Epithelmuskelzellen, 2. Drüsenzellen, 3. Nervenzellen. In der ersten Gattung der Epithelmuskeln (die von K. C. Schneider mit den Deckmuskelzellen der Cnidarier verglichen werden) muß man zwei Arten unterscheiden und zwar: Flächenzellen und Kantenzellen. Die Zahl der ersteren beträgt 24, die der zweiten 6. Weder in ihrer Lage, innerem Bau, noch Funktion sind beide Arten gleich; vielleicht ist sogar die Bezeichnung Epithelmuskelzellen keine vollständig richtige, nachdem sie sich in ihrer Funktion recht

unterscheiden. Die Flächenzellen haben außer der kontraktilen Rolle auch eine stützende. Bei den Kantenzellen (was ich noch unten beweisen werde) ist die kontraktile Rolle vollständig ausgeblieben, dagegen kam die zweite, die stützende Rolle, zur Entwicklung. Deshalb soll man eigentlich mit der Bezeichnung Epithelmuskelzellen nur die Flächenzellen versehen, da doch die Kantenzellen gar keine Kontraktilität besitzen. Da aber die Kantenzellen von den Epithelmuskelzellen in ihrer Entwicklung ausgegangen sind und deshalb in nächster Beziehung zu den Flächenzellen, mit welchen sie eigentlich ein einheitliches Syncytium bilden, stehen, und nichts andres wie funktionell anders entwickelte Flächenzellen darstellen, kann man schließlich bei beiden Arten dieselbe Bezeichnung anwenden, obwohl dieselben auch im chemischen und optischen Verhalten voneinander verschieden sind. Die Kantenzellen, zu je zwei angeordnet, liegen an den einspringenden Winkeln des Oesophagus. Die Flächenzellen liegen dagegen zwischen Kantenzellen auf die Weise angeordnet, daß zwischen zwei Kantenzellen acht Flächenzellen zu liegen kommen. Sie nehmen auf diese Weise bei dem erweiterten Oesophagus (welcher dann ein gleichseitiges Dreieck bildet) die Seiten des Dreiecks auf, während die Kantenzellen an den Dreieckspitzen liegen. Zwischen den Zellen kann man, wie oben bemerkt wurde, weder zwischen den einzelnen Flächenzellen und Kantenzellen, noch einerseits Kantenzellen und anderseits Flächenzellen irgendwelche Grenzen finden, so daß man den Oesophagus als ein Syncytium ansehen muß. Die Zahl der Zellen wird deshalb nicht nach den Zellgrenzen, sondern ausschließlich nach der Zahl der Kerne angegeben. Die Kantenzellen enthalten sehr wenig Plasma; sie sind fast vollständig mit den Stützfasern und Faserplatten (beides stützende Elemente) erfüllt. Plasma findet sich nur in einer größeren Ansammlung in der nächsten Umgebung des Kernes, welcher seitlich, meistens in $^2/_3$ der Zellhöhe liegt, vor. Das Plasma erscheint wabig, und in seiner Struktur ist es meistens dem Plasma der Flächenzellen gleich. Das Wabenkaliber schwankt ziemlich beträchtlich, meistens aber ist es feinwabig. In der Nähe der Kerne ist es stets feinwabig. Die Kerne, ähnlich wie in Flächenzellen, sind von einer feinfaserigen Schicht umgeben. Das dichte bis granulaartige Plasma, wie um die Flächenzellenkerne, ist hier nicht zu finden. In diesem Plasma, welches die Kerne umgibt, fehlen die Stützfasern vollständig. Von der inneren Struktur der Kerne, welche einen oder ein Paar der Nucleolen besitzen, ist nichts besonderes zu bemerken. In den Kantenzellen findet man die Faserplatten, welche einen Längsverlauf besitzen. Außerdem finden sich dort die Fasern, welche entweder vollkommen radiär oder etwas schräg verlaufen. Die Fasern,

welche radiär verlaufen, haben eine Lage zwischen den beiden Reihen der Faserplatten, und sie heften sich einerseits an der verdickten Stelle der inneren, anderseits an der äußeren Cuticula an. Die schräg verlaufenden Fasern liegen außerhalb der Faserplatten und heften sich in dreierlei Weise an: 1. an der äußeren und inneren Cuticula, 2. an der äußeren Cuticula und Faserplatten, 3. an der inneren Cuticula und Faserplatten. Die Faserplatten bilden eine Art von unvollständigen Septen. Sie sind von ellipsoidischer Gestalt, im Inneren hohl und besitzen nach außen eine unregelmäßige Kontur. Die Vorsprünge nach außen dienen dem Anheften der Stützfibrillen. Die Faserplatten besitzen eine längsfibrilläre Rinde, im Inneren dagegen ist der Sarcrest vollständig strukturlos. Die Faserplatten liegen in zwei Reihen parallel angeordnet, so daß eine Reihe in einer Kantenzelle liegt. Die Zahl der Platten ist eine schwankende. Man unterscheidet große und kleine Platten. Die Faserplatten haben nur eine stützende Rolle, wie man es leicht mit Orzein nachweisen kann; die Starrheit der Faserplatten erscheint mir zweifellos, wie ich an andrer Stelle (vide Anat. Anzeiger, 1918) näher ausgeführt habe. Die Faserplatten fehlen in den vordersten Oesophagusteilen, sowie in kurzer Strecke am Hinterende. Am Hinterende wird ihre stützende Rolle durch die starke Entwicklung der Stützfasern ersetzt, welche meistens einen schräg-radiären Verlauf in diesem Teile besitzen (Taf. XXV Fig. 23). Am vordersten Ende werden die Faserplatten durch die stark entwickelten Fibrillen ersetzt, welche einen radiären Verlauf besitzen. Niemals habe ich in den Kantenzellen die »Chromidien« gefunden, obwohl die Faserplatten sehr leicht die Existenz derselben vortäuschen können. Die Flächenzellen in der Zahl 24 nehmen die Seiten des Oesophaguslumendreiecks ein. Durch die Anordnung der Kantenzellen sind sie in drei Abteilungen zerlegt, von welchen jede acht Zellen enthält. Sie werden von den Drüsenzellen durchsetzt, so, daß an manchen Stellen die Drüsenzellen fast die Hälfte des Oesophagus einnehmen können; dadurch kommt es an Längsschnitten vor, daß die Deckzellen inselartig zwischen den Drüsenzellen liegen. An Querschnitten kommt es zu einem andern Bild, indem die Deckmuskelzellen wie Säulen erscheinen. Die Lücken zwischen den Säulen nehmen die Drüsenzellen ein. An schiefen Querschnitten kommt es zu einer Art Ähnlichkeit mit Stalaktiten, eventuell Stalagmitenbildung (Taf. XXV Fig. 25) Durch die schiefen Querschnitte lassen sich an meiner Zeichnung die Muskelfibrillen erklären, welche nicht von einer cuticularen Auskleidung zu einer andern durchlaufen, sondern zugespitzt im Plasma enden. Das ist in Wirklichkeit nicht der Fall und, um die vielleicht schlechte Vorstellung über die wirklichen Verhältnisse zu korrigieren, habe ich obige

Bemerkung hinzugefügt. In den Flächenzellen liegen auch Nervenelemente. Das Plasma der Flächenzellen zeigt eine wabige Struktur (Taf. XXIV Fig. 20), und ähnlich wie bei den Kantenzellen kann das Wabenkaliber sehr großen Schwankungen unterliegen. Am häufigsten tritt jedoch das großwabige Plasma auf. Zwischen den Waben sieht man oft feine Fäserchen verlaufen. Neben dem Kern sehen wir immer eine große Plasmaansammlung, die durch ihre besonders intensive Färbung bei der Anwendung der meisten Farbstoffe ausgezeichnet ist. Dieser Hof um den Kern herum zeigt eine etwas verschiedene Struktur. Das Plasma erscheint in ihm etwas dichter, wie in andern Regionen der Zelle. Die größere Dichtheit des Plasmas wird hier durch seine Feinwabigkeit bedingt. Auch kommt es hier manchmal zur Ausbildung von feinen Granulationen, welche in den Wabenwänden liegen. Die Granulationen treten besonders schön bei Anwendung von R. Heidenhainschem Hämatoxylin auf. Das feinwabige Plasma geht in eine helle Zone über, welche einen Ring um den Kern herum bildet. Dieser zeigt eine faserige Struktur (Taf. XXV Fig. 25 *fz*). Zwischen den Fibrillen erscheint das Plasma meistens großwabig. Der Cuticula, welche das Lumen des Öesophagus begrenzt, ist eine Zellplasmaschicht angelagert, welche vom andern durch ihre viel intensivere Färbung unterschieden ist. Diese Schicht erscheint beim flüchtigen Betrachten homogen; die nähere Analyse zeigt jedoch, daß in der homogenen Schicht sehr feine Fädchen und Fäserchen liegen (Taf. XXIV Fig. 18). Vielleicht spielt diese Plasmaschicht eine Kittrolle bei dem Anheften der Stützfasern und Muskelfibrillen an der Cuticula. Eine verschiedene Beschaffenheit zeigt das Plasma in der Nähe der Drüsenzellen (Taf. XXV Fig. 27). Das Plasma hat an diesen Stellen eine feingranulierte Struktur. Außer den Granulationen sieht man an diesen Stellen Fasern, die vielleicht als zirkuläre Muskelfasern zu betrachten sind. Sie sind von einer spindelförmigen Gestalt, indem sie in der Mitte breit, sich allmählich in den Endrichtungen verschmälern; die konvexe Seite zeigt manchmal eine Verdickung, so daß sie an den Schnitten sehr oft vollständig dem Querschnitt eines Blattes ähnlich sind. Diese Fasern dürften wohl bei der Entleerung der Drüsen eine Rolle spielen, indem sie dem ganzen Oesophagus (wie ich es an andrer Stelle besprochen habe [1918]) bei der Sekretentleerung der Drüsen durch ihre Kontraktion helfen. Eine recht merkwürdige Struktur zeigt das Plasma, welches die gefensterten Membranen umgibt. Es färbt sich sehr intensiv schwarz an den Präparaten, welche mit Osmiumsäure behandelt sind. Nur an diesen Präparaten bleibt es erhalten, sonst fällt es beim Schneiden am Mikrotom heraus, so daß die gefensterten Membranen in großen Lücken zu liegen scheinen.

Die Kerne liegen in einem Hof von speziellem Plasma. Sie liegen in der Höhe der gefensterten Membranen, so daß auf manchen Querschnitten die Kerne wie zwischen zwei Membranen aufgehängt erscheinen. Im Innern zeigen sie ein Chromatingerüst, welches meistens in Form von feinen Granulationen ausgebildet ist. Die Zahl der Nucleolen ist eine schwankende. Man findet ein, zwei, drei und vier Nucleolen (siehe Taf. XXV Fig. 25). An den gefensterten Membranen sieht man eine Längsfaserung, wie ich es an andrer Stelle (1918) gezeigt habe. Die muskulösen Elemente des Oesophagus heften sich einerseits an die äußere Cuticula, anderseits an die innere Auskleidung des Oesophagus. Sie gehen durch die gefensterten Membranen hindurch. Die muskulösen Elemente sind in Bündeln angeordnet. Diese Bündel zerfallen in kleinere. zwischen den kleineren liegen kleine Plasmastreifen, welche die einzelnen sekundären Bündel begrenzen. Die muskulösen Elemente bestehen aus einzelnen Fibrillen, welche gar keine Querstreifung, wie es K. C. Schneider beobachtet hat, besitzen, sondern vollständig glatt sind. Zwischen den Fibrillen befinden sich dünne Plasmaansammlungen, die den Schein der Querstreifung hervorrufen können. Die einzelnen Muskelbündel bergen die radiären Stützfibrillen in sich, welche in ihnen hauptsächlich verlaufen. Die muskulösen Elemente scheinen mit der cuticulären Auskleidung des Oesophaguslumens mittels des oben beschriebenen faserigen Plasmas in Verbindung zu treten.

Die gefensterten Membranen (Taf. XXV Fig. 26 *gm*) liegen in Flächenzellen auf diese Weise angeordnet, daß sie ein Sechseck bilden, und zwar liegen drei Ecken desselben in den Kantenzellen, während die drei andern in der Mitte zwischen denselben zu liegen kommen. In den Ecken, welche in den Kantenzellen liegen, erreichen die Membranen die äußere cuticulare Auskleidung. In den andern drei Ecken liegen die Membranen etwas weiter von der Cuticula entfernt. Die einzelnen Seiten des Sechseckes sind keine geraden, sondern krumme, bogenförmige Linien. Die Bogen sind so angeordnet, daß die konkave Seite nach außen liegt. Sie bilden die Längsstützelemente des Oesophagus. Die gefensterten Membranen zeigen an den Querschnitten sehr deutlich, daß sie im Innern eine Höhlung besitzen (Taf. XXV Fig. 26). Die schlauchförmige Gestalt ist nicht an allen Stellen der gefensterten Membranen vorhanden, so daß dieselbe Membran an einer Stelle doppelt, an andrer einfach gebaut ist. Die gefensterten Membranen besitzen viele Löcher, welche entweder groß oder klein sein können. Diese Membranlöcher dienen zum Durchtritt für die kontraktilen, sowie die stützenden, radiären Elemente.

Als Stützelemente fungieren die Stützfasern, welche einen mehr oder weniger radiären Verlauf besitzen. Sie heften sich ähnlich wie die muskulösen Elemente an und verlaufen meistens von muskulösen Bündeln umhüllt. Außerdem liegen sie aber auch ganz lose im Plasma, und dann sind sie entweder von einer bedeutenden Dicke, oder sehr fein. Im erstern Falle teilen sie sich in der Nähe der äußeren und inneren cuticularen Auskleidung und heften sich mit mehreren Fortsätzen an denselben. Die Fibrillen, welche im Innern der Muskelbündel verlaufen, besitzen nie die Dicke der losen. Sie haben meistens einen mittleren Wert zwischen den dicken und dünnen, losen Fibrillen. Diese Fibrillen dienen als Antagonisten der muskulösen Elemente des Oesophagus und helfen auf diese Weise der äußeren Auskleidung des Oesophaguslumens, der, wie ich an andrer Stelle bewiesen habe (1918), die Hauptrolle der Antagonisten der muskulösen Elemente zufällt. Außer den radiären Stützfasern findet man in einer Entfernung vom Lumen eine dünne Lage von sehr feinen Fibrillen (Taf. XXIV Fig. 18), die zirkulären Verlauf besitzen. Diese Fibrillen unterscheiden sich durch ihre besondere Feinheit von den Stützfibrillen. Auch sie sind von denselben durch ihre äußere Form unterschieden, indem die radiären Stützfibrillen in ihrer ganzen Länge denselben Durchmesser besitzen und sich eventuell in der Nähe der äußeren oder inneren Cuticula in feinere Fibrillen teilen können; die zirkulären Fasern sind spindelförmig und teilen sich niemals. Im färberischem Verhalten stimmen sie jedoch meistens mit den radiären Fibrillen überein. Sie sind viel schwerer wie die andern nachweisbar und kommen nicht in allen Präparaten vor. Des färberischen Momentes wegen stelle ich dieselben in die Reihe der Stützelemente; über ihre Rolle kann man gar nichts behaupten, da sie lose, ohne miteinander auf irgendwelche Weise verbunden zu sein, liegen.

Goldschmidt als erster hat die »Chromidien« in Oesophaguszellen beschrieben. Er fand sie in den Flächenzellen. Die »Chromidien«, so wie er sie beschreibt, sind wirklich in jedem Oesophagus zu finden; nie habe ich einen Oesophagus untersucht, in dem keine »Chromidien« zu finden waren. Die Hauptstätte, wo sich die »Chromidien« vorfinden, ist der Hof, welcher den Kern umgibt. Bei jedem Kern sind die »Chromidien« zu finden, niemals jedoch fand ich sie in der helleren Schicht des faserigen Plasmas neben dem Kerne. Die »Chromidien« finden sich aber nicht nur in der Nähe des Kernes vor; man findet sie in allen Regionen der Flächenzellen, sowohl in den oberen wie unteren Teilen an beiden Seiten der gefensterten Membranen. Sie finden sich jedoch nur im Plasma, niemals aber im Inneren der Muskelbündel, wo die Stützfibrillen liegen.

Die »Chromidien« kann man sehr leicht mit den zerrissenen Stützfibrillenteilen verwechseln, mit welchen sie scheinbare Ähnlichkeiten haben. Sie sind jedoch durch viele Merkmale so scharf von den zerrissenen Stützfibrillen unterschieden, daß man sie bei gewisser Übung sehr leicht und sicher ohne besondere Mühe voneinander trennen kann. Die »Chromidien« unterscheiden sich durch ihre Form zuerst von den zerrissenen Stützfasern. Sie haben meistens eine dicke, gewundene, perlschnurartige Form, während die Stützfibrillen meistens gerade sind ohne irgendwelche Verdickungen, weder in ihrer ganzen Länge, was zu der perlschnurartigen Form, noch am Ende, was zu der so häufigen doppelkeuligen Form der »Chromidien« ein Analogon bilden könnte. Die ganz dünnen »Chromidien« so wie die zerrissenen Stützfasern findet man sehr selten, und wenn man sie findet, dann ist an ihnen immer ihre perlschnurartige Form wenigstens schwach angedeutet, so daß man sie doch von den Stützfibrillen unterscheiden kann. Auch die Verlaufsrichtung der Stützfibrillen ist vollständig von der der »Chromidien« verschieden, indem die ersteren eine ausgesprochen radiäre, gerade haben, während die »Chromidien« verschiedene Richtung im Oesophagus besitzen können. Wenn man die Stützfasern, die einen schrägen Verlauf besitzen, sieht, dann findet man immer, daß das sekundär durch den Druck des Mikrotommessers hervorgerufen wurde. Außerdem finden wir färberische Unterschiede im Verhalten gegen verschiedene Farbstoffe. Sowohl die »Chromidien« wie die radiären Stützfasern färben sich meistens mit denselben Farbstoffen ähnlich, es sind aber zwischen den Stützfibrillen und »Chromidien« gewisse, stark ausgeprägte Nuancen in der Färbung vorhanden. Das sind die Merkmale, nach welchen die »Chromidien« von den Stützfibrillen unterschieden werden können.

Die äußere Form der »Chromidien« ist eine sehr verschiedene. Was ihre Länge anbetrifft, so schwankt sie in sehr großen Grenzen. Man findet kurze, beistrichähnliche »Chromidien«; viel öfters dagegen kommen größere Gebilde, die die Größe des Kerndurchmessers zweimal, dreimal, sogar bis viermal übertreffen können. Ähnlich verhält es sich auch mit der Dicke; man findet dicke, wurstförmige, aber auch fadendünne Gebilde; alle Übergangsformen sind zu finden. Bemerken muß man, daß meistens mittellange »Chromidien« vorkommen (die $1\frac{1}{2}$ des Kerndurchmessers besitzen) von ziemlich bedeutender Dicke (Taf. XXIV Fig. 18 und 20 Taf. XXV Fig. 24 und 25); kurze und fadenförmige »Chromidien« kommen sehr selten vor. Die äußere Form der »Chromidien« ist eine schwankende; als typische jedoch, die am öftesten vorkommt, ist die perlschnurartige. Die »Chromidien« ähneln dann einer Schnur von Perlen, welche

miteinander dicht verbunden sind. Die perlschnurartige Form kann verschiedene Ausbildung besitzen, indem die Perlschnuren entweder gerade, was meistens der Fall ist, oder gewunden sein können. Sehr oft tritt eine S-förmige Gestalt auf, welche jedoch einzelne Einschnürungen an sich erkennen läßt (Taf. XXV Fig. 24). Sehr oft findet man eine doppelkeulige Form, welche sich auch von den perlschnurartigen ableiten läßt, indem man annehmen muß, daß die zwei Keulen den zwei Verdickungen eines perlschnurartigen »Chromidiums«, während der gerade, nicht verdickte, Teil der Einschnürung entspricht. Diese doppelkeuligen, hantelähnlichen »Chromidien« können entweder vollständig gerade oder gekrümmt sein; die letztere, krumme Form, kommt viel öfters vor, wie die gerade. Als eine weitere Form der »Chromidien« sind die geraden, fast stäbchenförmigen Gebilde zu nennen, die in ihrer äußeren Form sehr an die »Trophochondren« K. C. Schneiders in den Mitteldarmzellen erinnern. Sie sind von den perlschnurartigen abzuleiten, indem man annehmen muß, daß es sich um einen einzelnen verdickten Teil eines perlschnurartigen »Chromidiums« handelt, welcher eine mehr seitlich abgeplattete und polwärts verlängerte Form angenommen hat. Außer diesen mehr oder weniger strangähnlichen Formen der »Chromidien« findet man auch brockenähnliche, deren Vorkommen jedoch im Verhältnis zu den andern Formen ein viel selteneres ist. Die brockenartigen »Chromidien« haben eine irreguläre Form. Man kann an ihnen weder eine Hauptachse noch die radiär dazu gestellten Nebenachsen finden. Sie erscheinen als Polyeder von einer meistens sehr unregelmäßigen Gestalt. Die dünnen »Chromidien« haben nicht so viele Formen. Die Gestalt der einzelnen Formen ist auch nicht eine so konstante, wie bei den vorher beschriebenen. Man findet alle möglichen Übergänge, so daß die Aufstellung der Grundformen sehr erschwert wird. Es finden sich ganz kurze und auch längere fadenförmige »Chromidien« vor, die entweder in ihrem ganzen Verlaufe dieselbe Dicke aufweisen können, oder sie sind mehr spindelförmig. Man findet auch solche, die an einem Ende stumpf sind, während das andre in eine Spitze ausläuft. Die beiden Arten von »Chromidien« können entweder einen geraden oder einen mehr oder weniger gewundenen Verlauf besitzen. Alle diese Formen können sich auf verschiedene Weise kombinieren, so daß die Zahl der möglichen und wirklich vorkommenden Formen eine sehr große ist.

Sowohl die dicken wie die dünnen »Chromidien« können sich in feinere »Chromidien« verdoppeln. Taf. XXV Fig. 24 zeigt sehr schön zwei spindelförmige »Chromidien«, die mit ihren Spitzen fast miteinander verbunden sind. Eine Spaltung der dicken »Chromidien« zeigt dieselbe Figur. An dieser sehen wir ein beträchtlich langes »Chromidium«, welches

sich in fast gleich dicke Arme teilt. Von diesen Armen teilt sich wieder einer in zwei sehr kurze, die leicht zugespitzt sind.

Die »Chromidien« liegen in der Zelle zerstreut. Die größte Ansammlung findet man jedoch in der nächsten Umgebung des Kernes, wo die »Chromidien« eine typische Ausbildung zeigen. Größtenteils findet man hier entweder die langen perlschnurförmigen oder die wurstähnlichen Formen, wobei sie meistens gebogen erscheinen. Die Anordnung der Bogen ist eine solche, daß in den meisten Fällen der konvexe Teil des »Chromidiums« dem Kerne zugewendet ist. Die fadenförmigen und brockenähnlichen »Chromidien« fehlen meistens in der nächsten Umgebung des Kernes. In dem Teile der Zelle, welcher einerseits von den gefensterten Membranen, anderseits von der äußeren cuticularen Auskleidung begrenzt ist, finden wir die »Chromidien« nicht allzu oft. Die »Chromidien«, wenn sie in diesem Teile vorkommen, haben entweder eine kurze plumpe, gerade stäbchenförmige Gestalt, oder sie sind brockenartig. Im mittleren Teile finden wir mannigfaltige Chromidienformen, wie die perlschnurartige, wurstähnliche, brockenartige, sowie alle Übergänge zwischen ihnen. In diesen Zellteilen, die an das Oesophaguslumen grenzen, finden wir meistens brockenähnliche oder kurze plumpe »Chromidien«. Im feinfaserigen Plasma, das an die innere Cuticula direkt grenzt, findet man keine »Chromidien«. Jetzt möchte ich die Tinktionsverhältnisse der »Chromidien« mit einzelnen Farbstoffen, sowie vergleichend die Tinktionen der Stütz-(Skelet-)elemente der Oesophaguszellen einerseits, der »Chromidien« anderseits, etwas näher besprechen. Nach der Bendaschen Mitochondrienfärbung sind die »Chromidien« violett tingiert. Die Chromatinteile des Kernes erscheinen in demselben Tone, jedoch etwas mehr grau. Die radiären Stützfasern sind violett, etwas dunkler als die »Chromidien«. Die gefensterten Membranen und die Faserplatten sind intensiv dunkelviolett, mit einem sogar sehr oft schwärzlichen Ton tingiert. Die äußere Cuticula färbt sich violett mit dunklem Ton, die innere dagegen ist rötlich gelb.

Die Osmiumsäure färbt die »Chromidien« gelblich, wobei sie stark glänzend erscheinen. Das Kernchromatin wird nicht differenziert. Die radiären Stützfibrillen sind etwas intensiver als die »Chromidien« gefärbt. Die gefensterten Membranen sind grau, die Faserplatten schwarzgrau gefärbt. Die äußere Cuticula ist schwarz, die innere hellgelb und glänzend.

Mit dem R. Heidenhainschen Hämatoxylin färben sich die »Chromidien« blau, Chromatin der Kerne blau mit Aschenton, die radiären Fibrillen sind dunkelblau, die gefensterten Membranen blauschwarz, die

Faserplatten grauschwarz, die äußere Cuticula dunkelblau, die innere blau mit Aschenton.

Mit Delafieldschem Hämatoxylin färben sich die »Chromidien« graublau, das Chromatin bläulich, die radiären Stützfasern violettbläulich, die gefensterten Membranen blaugrau, die Faserplatten dunkelblau mit violettem Ton, die äußere Cuticula dunkelblau, die innere bleibt ungefärbt. — Mit Apáthys Hämatein I A bleiben die »Chromidien«, radiäre Stützfasern, gefensterte Membranen, Faserplatten, innere Cuticula ungefärbt, nur die äußere Cuticula wird intensiv violett gefärbt. — Mit Eisenhämatoxylin schwärzen sich alle Bestandteile ziemlich gleich, nur beim Ausziehen des Hämatoxylins kann man feststellen, daß die »Chromidien«, sowie die gefensterten Membranen und Faserplatten am längsten ihre intensive Schwärze behalten. — Über andre angewandte Farbstoffe ist nichts besonderes zu bemerken. Aus dem obigen sehen wir ganz gut und deutlich, daß die verschiedenen Farbstoffe verschieden in den einzelnen Teilen gespeichert werden. Zwischen den einzelnen Formen befinden sich viele Übergänge, so daß man in einem und demselben Oesophagus »genetische Reihen« aufstellen kann, welche nach einigen Autoren uns das Werden und Vergehen der »Chromidien« darstellen sollen.

Am Aufbau des Oesophagus nehmen auch die Nervenelemente sowie die Drüsenzellen teil. Diese beiden Arten von Zellen wurden von mir gar nicht untersucht, und deshalb muß ich die Besprechung derselben ausschalten und auf die Arbeiten anderer Autoren verweisen.

An dieser Stelle wollte ich, ähnlich wie in andern Teilen meiner Arbeit die bisherigen Befunde der andern Autoren besprechen. Da jedoch der Bau des Oesophagus sowie seine Funktion mit Literaturbesprechung an andrer Stelle (siehe meine Arbeit, welche im »Anatomischen Anzeiger« erschienen ist) behandelt wird, werde ich an dieser Stelle nur die Literatur über die »Chromidien« in den Oesophaguszellen besprechen, da dieselbe in meiner andern Arbeit absichtlich übergangen wurde. Auch werde ich hier einige Bemerkungen über die Plasmastruktur der Oesophaguszellen hinzufügen und im besonderen die Ergebnisse Hirschlers (1910 und 1912) anführen.

Nach Goldschmidt (1905) besitzen die Kantenzellen ein lockeres, schaumiges Gefüge. Über die Struktur der Flächenzellen finden wir bei ihm keine Bemerkungen. Hirschler (1910 und 1912) fand sowohl in den Kanten- wie Flächenzellen ein feinwabiges Plasma, welches in der Umgebung der Kerne eine etwas dichtere Beschaffenheit besitzen soll. Wie wir sehen, stimmen die Beobachtungen von Hirschler mit den meinigen überein. — Die »Chromidien« in den Oesophaguszellen wurden zuerst von

K. C. Schneider (1902) beobachtet, die jedoch trotz ihrer genau und richtig beschriebenen Lage von demselben als Stützfibrillen betrachtet wurden. Ihre größte Zahl stellte er in der nächsten Umgebung des Kernes fest. Nach ihm sollen diese Stützfibrillen die Kerne umflechten. Erst Goldschmidt (1904 und 1905) unterschied als erster ihre separate Stellung von den Stützfibrillen und gab ihnen den Namen »Chromidien«. Nach Goldschmidt sollen sie sich nur in der nächsten Umgebung der Kerne befinden: »Dicht gehäuft vor allem in dem muskelfreien Plasmakörper, der die Kerne umgibt, nehmen sie an Menge ab, je weiter sich die Schnitte von den Kernen entfernen. Ganz frei von ihnen bleibt immer nur die konzentrisch geschichtete Zone um den Kern.« (1905.) Die meisten »Chromidien« sollen sich im Plasma vorfinden, das der Grenzlamelle nahe liegt. Auch fand sie Goldschmidt in der Nähe der Muskelsäulchen und sogar im Innern derselben. Zwischen je zwei Kernen konnte er eine Zone feststellen, die von »Chromidien« vollständig frei sein soll. Nach Goldschmidt zeigen die »Chromidien« eine besondere Affinität zu den Chromatinfarbstoffen. Sie charakterisieren sich durch den besonders gewundenen Verlauf. Er leugnet die Existenz einer Verbindung zwischen ihnen, sieht aber oft, wie die »Chromidien« sich in feinere auflösen. Auch bestreitet er die Möglichkeit einer Insertion an den Kernen, der Grenzlamelle und der inneren Auskleidung des Oesophagus. Die »Chromidien« sollen in verschiedener Form nebeneinander zu finden sein. Was die innere Struktur der »Chromidien« betrifft, so beobachtete Goldschmidt, »daß die Außenzone dunkler erscheint, als der Kern. Es ist aber so deutlich zu erkennen, daß es sich nicht etwa um einen zentralen Hohlraum handelt, wie bei den schlauchartigen Stützplatten.« »Genaue Untersuchung lehrt, daß es sich um eine regelmäßige Einlagerung schwächer färbbarer Substanz handelt, und zwar liegen regelmäßige, ovale Tröpfchen perlschnurartig hintereinander« (1905 S. 54).

Die Menge der »Chromidien« soll ihrer Dicke proportional sein. Die »Chromidien« sollen, je feiner sie sind, in größerer Zahl vorhanden sein. Goldschmidt glaubt, die verschiedenen »Chromidien« bilden kontinuierliche Reihen, welche nach ihm genetische sein sollen. Er stellt die »Chromidien« als dem Kernchromatin verwandt hin und glaubt, daß die Chromatinteile »aus dem Kern austreten und für die Bildung der Chromidien wesentlich sind« (1905 S. 57). Was die Natur der »Chromidien« anbetrifft, so glaubt Goldschmidt, daß es sich hier um funktionelle Strukturen handelt. Die Funktion, um die es sich handelt, ist die Kontraktion der Muskeln, welcher Leistung die Stoffwechseltätigkeit parallel geht.

Ružička (1906) hat bei *Ascaris lumbricoides* im Oesophagus die »Chromidien« gesehen, und er bildet sie sogar in einer Figur ab, die man mit Recht eine unschöne nennen darf. Die Ružičkasche Abbildung stellt meiner Ansicht nach keine wirklichen »Chromidien«, sondern nur zerrissene Stützfibrillen dar.

Der Existenz der »Chromidien«, als irgendwelcher spezifischer Zellstruktur ist Vejdovský auf Grund der Untersuchungen bei *Ascaris ensicaudata* und Bílek auf Grund der Untersuchungen bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* entgegengetreten, wobei jedoch bemerkt werden muß, daß weder Vejdovský noch Bílek den Oesophagus selbst untersucht haben. Ihre, was die Darm- und Körpermuskelzellen anbetrifft, sonst richtigen Schlüsse werden von ihnen nur durch die Analogie auf die Oesophaguszellen übertragen. Deshalb haben die beiden Behauptungen meiner Meinung nach gar keine beweisende Kraft für die Oesophaguszellen; denn eine Struktur, die in Darm- und Muskelzellen (welche bekanntlich entodermaler Abstammung sind) nicht existiert, kann in den Oesophaguszellen (die ektodermalen Ursprung besitzen) vorkommen.

Die strittige Frage zwischen Goldschmidt und Bílek sowie Vejdovský zu lösen versuchte Hirschler (1910 und 1912) und kommt auf Grund der Untersuchungen bei *Ascaris megalocephala* in Oesophaguszellen zu dem Schlusse, daß die »Chromidien« in den Oesophaguszellen existieren. Er widerspricht der Behauptung von Bílek und Vejdovský, daß es sich hier um Artefakte handelt. »Chromidien« im Sinne Goldschmidts findet er in den Flächenzellen des Oesophagus. Er findet, daß sie »nach sorgfältiger Fixierung und nach Anwendung verschiedener Mittel immer die gleichen morphologischen Charaktere aufweisen und an Schnitten (Degenerationsstadien ausgenommen) als dickere und dünnere, gerade oder geschlängelte Gebilde auftreten.« Hirschler untersuchte auch frische Tiere und fand sie hier ebenso entwickelt, wie in totem Zustande. Er bestreitet die Abstammung derselben aus dem Kern, indem er das Anlegen der »Chromidien« an die Kernmembran als keinen Beweis betrachtet. »Eine Verflüssigung oder Öffnung in demselben Momente ist in keinem Falle trotz zahlreicher Präparate festzustellen« (1910 S. 644). Er faßt sie als plasmatische Gebilde auf, benennt sie Sarkokonten und schreibt ihnen (ähnlich wie Goldschmidt) eine transitorische Rolle zu, indem sie inkonstant sein sollen, »einer totalen Degeneration verfallen und sich wahrscheinlich im Plasma von neuem entwickeln. Diese Inkonstanz scheint mir ein wichtiges Merkmal der Sarkokonten zu sein, denn sie erlaubt uns, die letzteren streng von den permanenten Stützfibrillen und Stützmembranellen zu trennen« (1910 S. 645). Wie aus dem obigen hervorgeht, haben alle Forscher, welche entweder *Ascaris megalocephala* oder *lumbricoides* untersucht

haben, die »Chromidien« in den Oesophaguszellen gesehen und sie als spezielle Gebilde feststellen können. In dieser Hinsicht stimmen meine Befunde mit den Goldschmidtschen und Hirschlerschen überein. Die Behauptungen von Vejdovský und Bílek, welche negativ sind, stehen ganz vereinzelt da.

Eines möchte ich noch bemerken: Goldschmidt führt an, daß die Muskelsäulen die »Chromidien« in ihrem Innern enthalten können. Ich habe niemals im Innern der Muskelbündel »Chromidien« gesehen, weshalb ich mich gezwungen sehe, diese Teile der Zelle für »Chromidien«-frei zu erklären. Zu dieser Frage muß ich Abbildungen Goldschmidts in der Arbeit aus dem Jahre 1905 etwas näher besprechen. Goldschmidt hat sich beim Zeichnen einiger seiner Abbildungen stark geirrt. Seine Abbildungen Nr. 1, 3, 5 sind deshalb schlecht gezeichnet, da die »Chromidien« bestimmt nicht in den Muskelbündeln, sondern daneben liegen. Der Muskelbündelverlauf wurde von mir an andrer Stelle bereits näher erörtert: man kann sich beim sorgfältigen Umdrehen der Mikrometerschraube sehr leicht überzeugen, daß die »Chromidien« neben den Bündeln liegen. Goldschmidt hat dies sogar in seinen Zeichnungen angedeutet, indem er die höher als die Muskelbündel liegenden »Chromidien« mit dunkleren, die unten liegenden dagegen mit hellerem Ton zeichnet, im Text jedoch erklärt, daß die »Chromidien« in den Muskelbündeln liegen. Die andern Bilder von Goldschmidt, Nr. 9, 11, 14, sind nach den wirklichen Verhältnissen gezeichnet, indem keine »Chromidien« in die Muskelbündel eingezeichnet sind. Auf diese Weise wird meine Behauptung, daß die Muskelbündel »Chromidien«-frei sind, sogar durch die Abbildungen Goldschmidts bestätigt.

Die Struktur der »Chromidien« ist eine Streitfrage, da Goldschmidt bei ihnen einen helleren Kern und eine dunklere Außenzone unterscheidet, was von mir niemals gesehen wurde. Die »Chromidien« haben eine einheitliche Struktur, und man kann an den Querschnitten gar keine hellere und dunklere Zone unterscheiden. Ob die »Chromidien« vergängliche Gebilde sind, deren Werden und Vergehen man in den Zellen feststellen kann, werde ich noch im theoretischen Teile etwas näher besprechen. Jedenfalls geht aus den Beobachtungen von Goldschmidt, Hirschler und mir vollständig klar hervor, daß die Existenz der »Chromidien« als selbständiger Gebilde in den Flächenzellen keinem Zweifel unterliegt.

2. Mitteldarm.

Der Darm bei *Ascaris megalocephala* bildet eine dorsoventral abgeflachte Rinne. Er besteht aus prismatischen Zellen, welche dicht aneinander stoßen. Von außen ist er von einer Grenzlamelle begrenzt,

welche eine Verlängerung der Grenzlamelle des Oesophagus ist. Die innere Wand des Darmes ist von dem Stäbchensaum begrenzt. Die Form der Darmepithelzellen unterliegt an verschiedenen Stellen des Darmes gewissen Schwankungen, und zwar sind die Zellen in den Seitenwinkeln des Darmes etwas anders gebaut, als an andern Stellen. Sie sind hier viel niedriger; ihre Länge verkürzt sich oft bis auf $^1/_3$ der normalen. Auch sind sie sehr oft breiter, als an der ventralen und dorsalen Seite. Die Breite unterliegt nicht so großen Schwankungen wie die Länge, sie erreicht höchstens ein und einhalb der gewöhnlichen Breite. Durch die Verkürzung der distalbasalen Achse und gleichzeitige Vergrößerung der Querachsen erscheinen die Seitenzellen viel plumper als die dorsalen und ventralen, und ihr Längsschnitt nähert sich eher einem Quadrat als einem verlängerten Rechteck.

Die Zellen bilden keine vollständige, gleiche Reihe, sondern sie haben sehr oft gewisse Vorsprünge in das Innere des Darmes. In diesen Vorsprüngen können die Zellen in zweierlei Weise angeordnet sein: entweder sind ihre Seitenwände parallel oder nicht. In letzterem Falle erscheinen die Zellen flächenartig angeordnet. Bei einem Querschnitt der Zelle erscheinen sie knopfartig in das Innere des Darmes emporgehoben. Quack erwähnt diese Bildungen und glaubt, man habe es hier mit den verlängerten Zellen zu tun. Dieser Behauptung kann man jedoch nicht ohne weiteres zustimmen. Diese knopfartigen Vorsprünge sind sehr oft von verlängerten Zellen gebildet, aber gleichzeitig findet man sie sehr oft von Zellen umgeben, welche viel kleinere Länge besitzen, als die dorsalen und ventralen Zellen. Die Zellen der Vorsprünge sind gewöhnlich viel schlanker gebaut, als die andern, wobei, wie schon oben bemerkt, nicht immer eine Verlängerung der Hauptachse, sondern meistens eine Verkürzung der Querachsen eintritt. Die meisten Zellen des Darmes sind schlank, zylindrisch gebaut. Im Querschnitt bekommt man reguläre Sechsecke (Taf. XXIV Fig. 19) zu sehen. Außerdem findet man an den Querschnitten hie und da Fünfecke, die jedoch ziemlich selten vorkommen. Das Fehlen von andern polygonalen Formen muß man ausdrücklich betonen. Bei diesem Bau können wir eine Hauptachse, welche einen distalbasalen Verlauf zeigt, sowie drei (sechseckige) oder fünf (fünfeckige) Querachsen beobachten. Die Hauptachse ist immer eine heteropole, während die andern homopol oder heteropol sind. Der erste Fall kommt bei sechseckigen Zellen, der zweite bei den fünfeckigen vor. Die Entodermzellen sind auf diese Weise angeordnet, daß sie aneinander stoßen. In den basalen Teilen sind die Zellen durch Lücken, welche eine konische Gestalt besitzen, voneinander getrennt (Taf. XXIV Fig. 15). Die Größe der

Zwischenzellenlücken ist eine veränderliche. Gewöhnlich enden sie schon in der Höhe des Kernes. Sehr oft kann man sie auch etwas höher verfolgen. Niemals aber überschreiten sie 1/2 der Zellenlänge. Die Lücken, die diese Größe überschreiten, sind Kunstprodukte, welche infolge der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit entstanden sind. An den Osmiumpräparaten findet man niemals so hohe Zellenlücken, wie sie dagegen an mit Sublimat fixierten Präparaten sehr oft zum Vorschein kommen. In diesen Lücken findet man eine schwer definierbare Substanz, welche meistens eine feinfaserige Beschaffenheit zeigt. Diese Substanz findet sich nicht nur in diesen Zwischenräumen, sondern auch innerhalb der Zellen vor. Die Zellen können in zweierlei Weise an die Grenzlamelle befestigt werden, entweder sie grenzen direkt, ohne irgendwelchen Zwischenraum an die Lamelle, oder sie sind von derselben durch einen bestimmten Zwischenraum abgehoben. Der Raum ist mit einer faserigen Substanz erfüllt, welche auch zwischen die Zellen eindringt. Ob diese faserige Substanz als ein Teil der Zellmembranen oder als ein Teil der Grenzlamelle anzusehen ist, kann man nicht ohne Zweifel behaupten. Auf dieses Thema werde ich noch unten zurückkommen. Oben sind die Zellen von einer Kittsubstanz dicht aneinander geklebt (Taf. XXIV Fig. 17, 19, 22). Diese Substanz schwärzt sich ziemlich intensiv mit Osmiumsäure (Taf. XXIV Fig. 19). Die genaue Darstellung der Verhältnisse des Aneinandergrenzens in dem oberen Teile der Zelle kann nur bei Fixierung mit Osmiumsäure erfolgen. Bei Anwendung von andern Konservierungsmitteln erscheinen die Zellen fast immer von einander getrennt, so daß bis jetzt alle Autoren die oberen Zwischenlücken gezeichnet haben (K. C. Schneider 1902 Fig. 335, 1908 Fig. 187, Goldschmidt 1905 Taf. VI Fig. 32, Quack 1913 Taf. II Fig. 18, Taf. III Fig. 5 und 11). Auch ich zeichne in einigen meiner Abbildungen diese Lücken (Taf. XXIII Fig. 12 und Taf. XXIV Fig 17), betone aber gleichzeitig, daß diese Lücken nur künstliche Gebilde sind, welche ausschließlich als Folge der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten anzusehen sind. Die künstlichen Zwischenräume erscheinen gewöhnlich aus zwei Wabenreihen aufgebaut.

Die Kittsubstanz sitzt dem oberen Teile der ganzen Zelle wie eine Kappe auf. Sie bewirkt auch die Verbindung zwischen der distalen Lamelle. Darüber, ob diese Kittsubstanz eine vollständig selbständige (ob ihre Lage eine interzelluläre) oder ob sie in irgendwelcher Beziehung zu der Zellwand oder zur distalen Lamelle steht, wird noch unten berichtet. Außer diesen Lücken (unteren und oberen), von welchen die letzteren künstliche sind, grenzen die Zellwände direkt ohne irgendwelche Zwischensubstanz aneinander. Da diese Beobachtung in der früheren Literatur

gar keine Stütze, sondern nur eine Gegenbehauptung findet, werde ich noch unten darauf zurückkommen und die Verhältnisse noch einmal besprechen. Die Entodermzellen sind von unten durch die Grenzlamelle begrenzt, welche an verschiedenen Stellen verschiedene Dicke besitzt. Sie erscheint entweder homogen, oder viel öfters aus zwei Schichten bestehend. Die Schicht, welche dem basalen Ende der Zellen näher anliegt, erscheint als eine dünne, sich intensiv schwärzende. In ihrer Struktur erscheint sie homogen. Sehr oft findet man jedoch Übergänge zwischen diesem Teil der Schicht zu der die Zellücken erfüllenden faserigen Substanz, so daß die Annahme, daß diese Substanz von der Grenzlamelle abzuleiten ist, wohl gerechtfertigt erscheint. Der Unterschied liegt jedoch hauptsächlich in der Färbung. Während sich die Schicht der Grenzlamelle ziemlich intensiv färbt, färbt sich die faserige Substanz viel weniger. Falls wir das Abstammen der faserigen Zellsubstanz von der Grenzlamelle annehmen, müssen wir auch vermuten, daß die untere Schicht der Grenzlamelle keine homogene, sondern eine dichtfaserige ist, wobei die einzelnen Fasern so nahe aneinander rücken, daß sie den Anschein des Homogenen hervorrufen. Die untere Schicht der Lamelle ist in ihrem ganzen Verlauf von gleicher Dicke. Sie beträgt $^1/_5$ der Dicke der ganzen Grenzlamelle. Die obere Schicht erscheint vollständig homogen. Man kann an ihr weder eine Faserung noch eine wabige Struktur unterscheiden. Am distalen Ende der Zelle sitzt eine Kappe, bestehend aus der sich intensiv schwärzenden Substanz. Diese Kappe reicht in basaler Richtung gewöhnlich so weit, daß sie die nutritorische Zone K. C. Schneiders erreicht. Die Kappe ist nichts andres als eine Verlängerung der Kittsubstanz, welche die Zellen im oberen Teile aneinander heftet. Es ist wahrscheinlich, daß die Kittsubstanz die verdickte Zellwand ist. Die zweite Anschauung erscheint deshalb weniger berechtigt, da man an den Querschnitten nie die substanzfreien Räume sieht. Die Kappe ist vielmehr als ein Teil der distalen Lamelle zu betrachten, oder besser gesagt, sie ist von derselben, mit welcher sie im färberischen Verhalten übereinstimmt, abzuleiten. Nach innen ist der Darm vom Stäbchensaum begrenzt, welcher an den schlecht konservierten Präparaten als einheitliches, fast homogenes Gebilde erscheint. Auf guten Präparaten dagegen sieht man (Taf. XXIII Fig. 12, Taf. XXIV Fig. 17, 22) die einzelnen Stäbchen, die dicht gedrängt nebeneinander zu liegen kommen. Während man in der basalen Grenzlamelle gar keine Unterbrechungen, die den Grenzen der Zellen entsprechen, beobachtet, sieht man im Stäbchensaume an jenen Stellen, in welchen die Zellen aneinander grenzen, die Lücken (Taf. XXIII Fig. 12, Taf. XXIV Fig. 22), welche eine ellipsoidische Gestalt besitzen. Sie sind entweder direkt

an die distale Schicht angelagert, oder sie treten in der Mitte oder aber sogar erst im oberen Teile des Stäbchensaumes auf. Diese Lücken sind wohl auch als künstliche Gebilde zu betrachten, und ihre Entstehung ist auf die Wirkung der Konservierungsflüssigkeiten zurückzuführen. Jedenfalls beweisen sie, da sie niemals an andern Stellen, als an der Grenze von Zellen, auftreten, daß der Stäbchensaum nur im Bereiche einzelner Zellen einheitlich ist, und daß kein Zusammenhang im ganzen Stäbchensaum besteht (Gegenteil zur basalen Grenzlamelle). Unter dem Stäbchensaum liegt eine Lamelle (Taf. XXIII Fig. 12, Taf. XXIV Fig 17, 22 *dg*), welche vollständig homogen erscheint und gewisse Beziehungen zu der schwarzen Zellenkappe zeigt.

Das Bestehen der basalen Grenzlamelle aus zwei Schichten wird durch alle Autoren hervorgehoben. Quack bemerkt, daß man hier mit einer Basalmembran zu tun habe, die bald ein-, bald zweischichtig ist. Bei der genauen Betrachtung der Grenzlamelle ist immer eine Doppelschichtigkeit zu beobachten. Das was Goldschmidt und Quack für Doppelschicht ansehen, ist nur ein Kunstprodukt, hervorgerufen durch das verschiedene Ansammeln des Farbstoffes in der Grenzlamelle. Diese Doppelschicht von schwankender Größe, von welcher Quack bemerkt, daß »zuweilen die äußere Schicht, zuweilen dagegen die innere dicker ist« (S. 33), habe ich sehr oft an mit Sublimatgemischen fixierten Präparaten beobachtet, niemals aber an den mit Osmiumsäure behandelten. Die innere, dünne Schicht, welche ich an meinen Präparaten gesehen habe, ist sogar sehr oft unfärbbar, und man kann sie schwer finden; zu finden aber ist sie an allen Präparaten. Quack bemerkt, daß die Grenzlamelle manchmal einschichtig ist. Die innere Schicht bei Präparaten von Quack, an welchen die Lamelle als »einschichtig« erschien, war bestimmt eine sehr dünne und vielleicht auch unfärbbar. Man muß aufmerksam machen, daß Quack meistens mit Carnoy- und Flemminggemisch, nicht aber mit Osmiumsäure, die als bestes Konservierungsmittel in dem Falle angegeben werden muß, gearbeitet hat. Die zwei Schichten der Grenzlamelle, welche Quack unterscheidet, sind gar nicht homolog den zwei Schichten, die ich gesehen habe. Meine »äußere« Schicht entspricht den beiden Schichten von Quack, während meine »innere« Schicht bis jetzt nicht unterschieden war. Die Grenzlamelle besteht also aus einer inneren, dünneren und einer äußeren viel dickeren (Verhältnis wie 1 : 15) Schicht.

Quack schreibt der inneren (nach mir einem Teil der äußeren) Schicht eine schwammige Struktur zu; auch sollten ganz vereinzelte feine Kanälchen oder Fädchen die Membran durchziehen (Taf. II Fig. 29). Diese Beobachtung muß man als künstliche Gebilde betrachten. Die innere und äußere (nach Quack, nach mir die »äußere«) Schicht der Grenz-

lamelle erscheint vollständig homogen. Wenn man aber die Sublimatgemische anwendet, erscheint sie wirklich von schwammiger Struktur; die Grenzlamelle scheint dann mit Waben, Fäden, Kanälchen usw. durchsetzt zu sein. Die Fig. 29 auf Taf. II in der Arbeit von Quack ist nach einem mit Sublimat-Essigsäure fixierten Präparate gezeichnet.

Bílek bemerkt (S. 639), daß der äußerste cuticulare Saum völlig homogen erscheint. Diese Bemerkung von Bílek möchte der Behauptung von Quack, daß die basale Grenzlamelle manchmal einschichtig erscheint, entsprechen; anderseits stimmt die Beobachtung von Bílek mit meinen Beobachtungen über die Homogenität der äußeren Schicht überein, was mir wohl ziemlich merkwürdig erscheint, da er meistens mit Sublimatgemischen fixierte. Nach dieser Erörterung kann man nicht der Behauptung von Quack, die »verschiedenen Zustände der Basalmembran hängen wohl alle mit dem jeweiligen Durchtritt verdauter Nahrung durch die Darmwand zusammen« (S. 33), zustimmen, indem man die Existenz irgendwelcher Strukturen in der äußeren Grenzlamelle leugnen muß.

Was die Befestigung der Zellen an die Grenzlamelle anbetrifft, so sah Leydig, daß die Grenzlamelle von basalen Fortsätzen der Zellen durchsetzt ist. Van Bömmel beobachtete, daß nur ein Zellfortsatz die Grenzlamelle durchsetzt. Goldschmidt hat beide Zustände feststellen können. Von diesen Zuständen war in meinen Präparaten gar nichts zu sehen. Die Verbindung der Zellen erfolgt mittels der feinfaserigen Substanz, die oben geschildert wurde. Außerdem sieht man, daß die Grenzlamelle gewisse Vorsprünge besitzt, zwischen welchen die Zellen wie in einer Lagerstätte liegen. Dieselben sind jedoch meistens sehr wenig konkav. Die Hauptverbindung erfolgt mittels der faserigen Substanz, deren Ursprung vielleicht in der inneren Schicht der Grenzlamelle zu finden ist. Quack hat auch auf seinen Präparaten nichts vom Durchdringen der Zellen in das Innere der Grenzlamelle, weder auf die Weise, wie Leydig, noch wie van Bömmel gesehen hat, bemerkt. Dagegen stimmen die Beobachtungen von Quack teilweise mit meinen, was die Verbindung mittels der faserigen Substanz betrifft, überein. »Eine weitere Verankerung der Zellen an der Basalmembran besteht darin, daß diese kurze zapfen- und lamellenartige Vorsprünge ins Plasma aussendet. (Taf. II Fig. 36b). An diesen Vorsprüngen inserieren die beschriebenen mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren basalen Fibrillen« (Quack S. 33). Daß die faserige Substanz als Bindemittel dient, ist ganz richtig, daß aber die Teile der Grenzlamelle mit den Fibrillen im basalen Teile der Entodermzellen in irgendwelche Verbindung treten, muß man als eine falsche Auffassung ansehen.

An dem distalen Ende sitzt eine Art von Kappe (die jedoch nicht mit der homogenen Kappe im Innern der Zelle zu identifizieren ist). Sie ist entweder als ein Teil der erweiterten Zellwand oder als ein Teil der distalen Lamelle zu betrachten, mit der sie direkt verbunden ist. Die distale Lamelle scheint vollständig homogen zu sein. Bei einigen Präparaten (fixiert mit Sublimat-Eisessig) beobachtete ich zwar eine Struktur, die im ersten Augenblicke als eine Reihe von dicht gedrängten, eosinophilen Körnern erschien, bei genauer Betrachtung jedoch bemerkte ich eine wabenähnliche Struktur. Eine Alveolenstruktur in der Deckschicht beschreibt Quack. Diese Alveolarschicht ist jedoch bestimmt wieder als etwas künstliches anzusehen. Die distale Lamelle als eine Schicht aus Körnchen bestehend anzusehen, erscheint mir vollständig verfehlt, und in der Beziehung stimmen wir mit Quack überein. Die Behauptung andrer Autoren, daß Körnchen in dieser Schicht existieren, ist sehr problematisch; so beschreibt z. B. K. C. Schneider ».... Limitans, Sarc und Stäbchen trennt, deren Auflösung in einzelne Körnchen selbst an sehr dünnen Schnitten kaum gelingt« (1902 S. 328 und 1908 S. 238).

Quack sieht gar keinen färberischen Unterschied zwischen der distalen Limitans und dem Stäbchensaum. Dem entgegen konnte ich einen großen Unterschied beim Färben mit Delafieldschem Hämatoxylin und mit Eosin konstatieren; während sich der Stäbchensaum mit Hämatoxylin nach Delafield intensiv violett färbt, färbt sich die Limitans nur mit Eosin.

Etwas näher muß man sich mit den Zwischenbildungen, wie sie Quack bei *Ascaris megalocephala* beschrieben hat, beschäftigen. Daß die Zellen unten in der Nähe der Grenzlamelle nicht direkt miteinander verschmolzen sind, wurde schon oben bemerkt. Die Zellen stoßen in ihrem weiteren (mittleren) Verlauf vollständig aneinander, so daß man zwischen ihnen gar keine Substanz sieht. Im oberen Teile sind die Zellen wiederum durch künstliche Räume, infolge der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten, voneinander getrennt. Die Lücken scheinen meistens von zwei Wabenreihen erfüllt zu sein. Im oberen Teile der Zelle beschreibt Quack die Schlußleisten. Diese Schlußleisten muß man mit der Kappe, die oben von mir beschrieben und deren Zusammenhang mit der Limitans wahrscheinlich gemacht wurde, identifizieren. Nach der Mazeration (Kochen usw.) hat Quack im mittleren Bereich der Zellen ein Ektoplasma erhalten, das wabige Struktur besitzen soll (siehe bei Quack die Textfig. H). Dieses Ektoplasma im mittleren Teile ist bestimmt ein Kunstprodukt, welches infolge der Mazerationsprozesse, die Quack angewendet hat, entstanden ist. Die Waben und das Ektoplasma sind

bestimmt durch das Zusammenziehen der Zellen entstanden, infolgedessen die Zellwand, die aus feinen Fasern gebildet erscheint, zerrissen wurde; so bildeten diese Fasern durch das teilweise noch Aneinanderhalten eine wabige Struktur. Ähnlich wie ich bemerkte schon K. C. Schneider, daß die Zellwände aus feinen Fasern bestehen: »Im mittleren Zellbereiche liegen die Fäden vorwiegend peripher, eine Zellmembran bildend« (1902 S. 327 und 328). In seinem »Praktikum der vergleichenden Histologie der Tiere« schreibt K. C. Schneider: »An Eisenhämatoxylinpräparaten sieht man basal deutliche Fäden, die an der Grenzlamelle entspringen und peripheriewärts in die Zellmembran einstrahlen, in der sie im ganzen Zellbereich nachweisbar sind« (1908 S. 237). Obwohl diese Darstellung von K. C. Schneider nicht vollständig mit meinen Beobachtungen übereinstimmt (Entspringen von geschwärzten Fäden an der Grenzlamelle), unterstützt sie meine Behauptung über den faserigen Bau der Zellwände des Darmepithels. Auch Quack schilderte die Verhältnisse ähnlich, indem er beobachtete, »daß die Fibrillen in der Zellwand liegen«.

Das Protoplasma der Mitteldarmzellen besitzt nicht in allen Teilen der Zellen dieselbe Struktur; im unteren Teile ist es feinwabig mit sehr feinen Fasern und auch oft mit Einlagerung größerer Körnchen. Am distalen Ende der Zelle erscheint es in der sogenannten »nutritorischen Zone« K. C. Schneiders als vollständig homogen, manchmal doch von sehr feinkörniger Struktur. Im unteren Teile der Zelle liegt der ovale (ellipsoidische) Kern, dessen längere Achse der Hauptachse der Zelle parallel ist. Die Streckung des Kernes ist durch den Druck der seitlichen Zellwände hervorgerufen; diese Art der Streckung der Kerne ist analog der Streckung der Muskelkerne, welche jedoch nicht durch den Druck der Wände, sondern der Stützfibrillen (des »Gitterkörbchens«) hervorgerufen wird (Taf. XXII Fig. 2 und Taf. XXIII Fig. 9). Der Kern besitzt eine feinnetzartige Struktur mit in den Ecken des Netzes eingelagerten Chromatinteilchen, die Nucleolen sind in der Zahl 1—2 vorhanden. Manchmal können die Nucleolen eine lappige Form besitzen (Taf. XXIV Fig. 15). Beim oberflächlichen Betrachten eines solchen lappigen Nucleolus bekommt man zuerst den Eindruck, daß es sich hier um eine Auflagerung mehrerer Nucleolen übereinander handelt. Erst bei genauerer Untersuchung kann man die lappige Form des Nucleolus feststellen. Alle Kerne können entweder in derselben Höhe oder ausnahmsweise in verschiedenen Höhen liegen. Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch hinzufügen, daß ich einige Kerne in sehr hoher Lage, nämlich in der Nähe der »nutritorischen Zone« K. C. Schneiders gesehen habe. Darüber, was für eine Bedeutung man diesen hochgelegenen Kernen zuzuschreiben hat, bin ich vollständig im Unklaren.

In der Kernmembran habe ich niemals ähnliche Öffnungen wie in den Muskelzellen gesehen.

Der obere Teil der Zelle, »die nutritorische Zone« K. C. Schneiders, besitzt eine vollständig homogene Struktur. Manchmal sind sehr feine und dicht nebeneinander gelagerte Granula zu finden. Sehr selten findet man in dieser Zone die glänzenden Körner (Sphaerokrystalle) (Taf. XXIII Fig. 12 und Taf. XXIV Fig. 22). Außerdem bekommt man hie und da in der Zone eine Art von großen Waben zu sehen, die niemals an den Osmiumsäurepräparaten zu finden sind. Die »nutritorische Zone« jeder Zelle erfüllt dieselbe auf die Weise, daß sie im oberen Teile an die distale Zellenwand grenzt; gegen die Zellen sind diese »Kappen« mit einer konkaven Fläche begrenzt. Manchmal besitzen die »Kappen«, meistens in der Mitte, einen zungenartigen Vorsprung in das Innere der Zelle (Taf. XXII Fig. 12 und Taf. XXIV Fig. 22 *n*). Die Seitenteile der »nutritorischen Zone« erstrecken sich so weit, wie die Leisten der Kittsubstanz.

Das Plasma, welches an mehreren Präparaten von der »nutritorischen Zone« infolge der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten etwas abgehoben erscheint, ist in den andern Teilen der Zelle in gut konservierten Präparaten (Taf. XXIV Fig. 16) feinwabig. Außerdem sieht man in ihm feine Fäden, welche parallel der Hauptachse der Zelle verlaufen (Taf. XXIII Fig. 12, Taf. XXIV Fig. 15, 22). Ob dieselben an die stärker tingierbaren basalen Fibrillen (Taf. XXIV Fig. 22 *bf*) sich anheften, konnte nicht ohne jeden Zweifel festgestellt werden. Jedenfalls erscheint das sehr wahrscheinlich. Die feinen Fäden verlaufen meistens dicht zusammengedrängt an der Wand, mit der sie ohne jeden Zweifel in Beziehung treten und in deren Aufbau sie eine recht bedeutende Rolle spielen. Die feinen Fäden nach dem Verlauf dicht an der Zellwand treten mehr in die Mitte, und enden, ohne in die »nutritorische Zone« zu übergehen. Außer diesen mehr oder weniger neben der Zellwand verlaufenden Fäden, sieht man eine sehr geringe Zahl, und auch nicht in allen Zellen, sehr feiner Fäden, die zerstreut mehr gegen die Mitte verlaufen. Von dem, was Bílek als ein »Gitterkörbchen« beschreibt, konnte ich gar nichts an meinen Präparaten zu sehen bekommen. Im Plasma sieht man Granulationen, die entweder eine runde oder eine mehr ellipsoidische Gestalt besitzen können. Sie färben sich mit Osmiumsäure aschgrau und sind stark eosinophil (Taf. XXIV Fig. 15 und 17 *eo*). Besonders häufig findet man große Ansammlungen von diesen Granulationen in den oberen Teilen der Zelle dicht unter der »nutritorischen Zone« (Taf. XXIII Fig. 12). In diesem Teile sind sie auch viel stärker eosinophil, wie in den anderen Teilen der Zelle. Infolgedessen erscheint dieser Teil bei Eosinfärbung intensiv rosa, während andre

Bezirke sich mehr blaßrosa färben. In der Zelle, entweder zerstreut oder reihenförmig angeordnet, liegen runde Kügelchen, die gewöhnlich stark gelbglänzend erscheinen (Taf. XXIII Fig. 12, Taf. XXIV Fig. 15, 16, 17, 22 *sk*). Ihre Größe ist sehr schwankend, man findet sowohl ganz kleine punktförmige wie auch ziemlich große Gebilde. Mit Osmiumsäure werden sie nur am Rande geschwärzt, während das Innere heller erscheint. Ähnliches Verhalten zeigen diese Kügelchen auch bei der Anwendung der BENDAschen Mitochondrienfärbungsmethode. Die Krystallviolettlösung lagert sich bei diesem Verfahren an die Kugel und erscheint als eine stark violette Rinde. Diese »Sphaerokrystalle« nach QUACK sind auch in der »nutritorischen Zone« zu finden (Taf. XXIII Fig. 12 und Taf. XXIV Fig. 22). Auch die »Trophochondren« K. C. SCHNEIDERS sind von ihnen nicht frei. QUACK hat bewiesen, daß das die »Sphaerokrystalle« von Gyps sind.

Im untersten, basalen Teile der Zelle sieht man ein großfaseriges Geflecht, dessen Verlauf meistens ein paralleler ist (Taf. XXIV Fig. 22 *bf*). Dieses Geflecht wurde von K. C. SCHNEIDER den »Chromidien«, die GOLDSCHMIDT bei *Ascaris lumbricoides* beschrieben hat, gleichgestellt. Die basalen Fäden nehmen ihren Ursprung direkt von der Zellwand, oder sie scheinen schwebend in der Zelle aufgehängt zu sein. Die Fäden sind entweder in ihrer ganzen Länge gleich dick oder, was öfter der Fall ist, sie sind in ihrem unteren (basalen) Teile viel dicker und werden dünner in der Richtung des Kernes. Den Farbstoffen gegenüber verhalten sie sich stark tinktionsfähig, so daß dieser Teil der Zelle viel dunkler erscheint. Mit Osmiumsäure behandelt zeigen sie keine besonders starke Färbbarkeit, heben sich aber ganz klar und deutlich von dem umgebenden Plasma ab. Sehr schön färben sich auch diese Fäden mit Hämatein I A nach APÁTHY.

Im mittleren Teile der Zelle findet man Ballen (Brocken), die eine gewisse (ziemlich starke) Affinität den Kernfarbstoffen gegenüber zeigen. Sie färben sich jedoch immer etwas anders, wie die Kerne. Diese Ballen (Brocken) finden sich meistens in der mittleren Region der Zellen vor (Taf. XXIV Fig. 16 und 22 *b*), auch in der Umgebung der »nutritorischen Zone«, sowie in der Nähe des Kernes. Manchmal sind sie sogar im untersten Teile der Zelle unter dem Kerne zu finden. Die Brocken sind von verschiedener meist ellipsoidischer oder runder Gestalt. Mehrmals habe ich auch stark verlängerte etwas geschlängelt erscheinende Brocken gesehen. Die Größe derselben entspricht meistens der Größe der Kerne. Die Ballen, von kleinerer Gestalt, treten auch recht zahlreich auf. Dagegen gehören jene Brocken, die größer als das einundeinhalbfache des Kernes sind, zu sehr seltenen Gebilden. Die Brocken liegen entweder

direkt im Plasma, oder sie sind von einem hellen, plasmafreien Hof umgeben. Obwohl meistens alle plasmafreien Höfe, im Plasma sowie zwischen den Zellen, auf die Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten zurückzuführen sind, glaube ich, daß es sich in diesem Falle um keine künstlichen Gebilde, sondern um dem lebendigen Zustande der Zelle entsprechende, handelt. Meine Vermutung stütze ich auf den Umstand, daß bei der Anwendung der Osmiumsäure auch die plasmafreien Höfe zu finden sind. Die innere Struktur der Brocken ist eine vollständig homogene. Weder eine wabige, noch körnige oder irgendwelche andre Struktur ist bei ihnen nachweisbar.

Im Innern der Plasmaballen sieht man oft die Gypssphaerokrystalle, welche gewöhnlich in der Zahl 1—2 vorhanden sind (Taf. XXIV Fig. 16 und 22). Aber auch das Vorhandensein einer größeren Zahl ist nicht ausgeschlossen. Einige Male waren sogar bis acht Gypssphaerokrystalle in einem Plasmaballen vorhanden. Die Sphaerokrystalle besitzen gewöhnlich eine recht winzige Größe. Die Größe derselben ist abhängig von der Zahl der Sphaerokrystalle in einem Brocken; je mehr Krystalle in einem Brocken enthalten sind, desto kleiner werden dieselben.

Nachträglich will ich noch über eine ganz besondere Art von Plasmabrocken, die ich bei der Anwendung der Bendaschen Mitochondrienfärbung einige Male zu sehen bekommen habe, berichten. Diese Brocken haben eine sehr regelmäßige ellipsoidische Form (Taf. XXIV Fig. 16 und 17). Ihr färberisches Verhalten ist verschieden von dem der »Trophochondren« K. C. Schneiders. Während die »Trophochondren« immer eine schwache Färbbarkeit besitzen, hell rosarot erscheinen und wegen ihrer Blässe von dem rosagefärbten Plasma scharf unterschieden sind, nehmen die andern »Brocken« sehr viel von den Farbstoffen auf, so daß sie sich intensiv dunkelrosa mit einem sogar hellorangen Ton färben. Die Lage derselben wurde immer an dem distalen Ende der Zelle festgestellt (Taf. XXIV Fig. 17 *x*). Gewöhnlich zeigt das Plasma in der Umgebung eines solchen »Brockens« eine Veränderung, indem es entweder etwas heller erscheint, einen hellen Hof um diese »Brocken« bildend, oder die »Brocken« sind von dichten Körnchen, welche sich dann von den andern Zellkörnchen durch intensivere Färbung abheben, umgeben (Taf. XXIV Fig. 17). Bei dem Brocken, welcher im unteren Teile der Zelle gelegen war, konnte man gar keine Veränderung im Plasma sehen. Nur muß man bei diesem Fall eine ganz besondere Stellung des Kernes andeuten. Der »Brocken« hat nämlich die Stelle des Kernes in der Zelle eingenommen, und man kann sehr gut auf der Abbildung (Taf. XXIV Fig. 15) sehen, daß der Kern etwas mehr oben (in der Entfernung von ungefähr einer Kernachse) liegt.

Der Kern dieser Zelle besitzt einen Nucleolus, von besonderer vierlappigen Gestalt. Die innere Struktur dieser »Brocken« erscheint vollständig homogen. Ob die »Brocken« als plasmatische, normale Gebilde in irgendwelcher funktionellen Beziehung zur Zelle stehen, konnte nicht festgestellt werden. Möglicherweise sind das die Bakterien, die in das Innere der Zelle eingedrungen sind. Diese Gebilde werden noch unten eine Erwähnung finden. Da ihre Funktion und ihr Erscheinen (sie wurden nur im Darme eines einzigen Tieres gefunden) sehr rätselhaft erscheint, versehe ich diese »Brocken« mit dem Namen »X-Brocken«.

Schließlich möchte ich noch eine Struktur schildern, welche bis jetzt von allen andern Forschern, welche sich mit den zytologischen Verhältnissen des *Ascaris*-Darmes befaßt haben, vollständig übersehen wurde. Und zwar handelt es sich hier um körnige Gebilde, welche in der Nähe des Kernes auftreten. Zur Darstellung derselben diente mir die 2% Osmiumsäure, welche ich längere Zeit einwirken ließ. Bis zum 8. Tage der Fixierung war von diesen Gebilden gar nichts zu sehen. Erst nach Ablauf dieser Zeit findet man um den Kern herum (Taf. XXIV Fig. 22 *ga*) sich mit Osmiumsäure intensiv schwärzende Körner, die eine vollständig homogene Struktur besitzen. Die Körner liegen dicht aneinander gedrängt rund um den Kern, so daß sie manchmal zusammen den Eindruck eines vollständig schwarzen Fleckes machen. Die Körner liegen gewöhnlich um den Kern so verteilt, daß sie unter demselben viel intensiver zusammengedrängt sind, während oberhalb des Kernes die Anordnung etwas lockerer ist und die Körner mehr zerstreut liegen. Infolge dieser Gruppierung kommt es zustande, daß die Umgebung unterhalb des Kernes viel dunkler erscheint wie obere Teile der Zelle. Die Körner sind sehr leicht von den Gypssphaerokrystallen zu unterscheiden, indem die letzteren bei Anwendung der Osmiumsäure in der Mitte einen helleren Kern besitzen. Die Körner dagegen, welche um den Kern herumliegen, erscheinen in ihrem ganzen Inneren und bei jeder Einstellung der Mikrometerschraube vollständig schwarz. Ich glaube, daß man hier von einem Gebilde sprechen kann, das vielleicht dem Golgischen Apparat entspricht und mit demselben identisch ist. Diese Behauptung ist durch das ähnliche Verhalten der Fixierung unterstützt. Der Apparat tritt in den Darmepithelzellen am 8. Tage zum Vorschein, ähnlich wie der Golgische Apparat in andern Zellen. In den Darmepithelzellen von *Ascaris megalocephala* erscheint der »Golgische Apparat« (?) in Form von Körnchen. Über das Auftreten des Glykogens in den Mitteldarmzellen bei *Ascaris megalocephala* habe ich gar keine besondere Studien geführt und muß in dieser Beziehung auf die andern Forscher, deren Befunde ich noch unten besprechen werde, hinweisen.

Meine Beobachtungen über den Kern stimmen vollständig mit den Angaben andrer Autoren überein. Alle beschreiben ähnlich die Gestalt und Form des Kernes, und nur über die Lage der Kerne, welche oft nicht in derselben Höhe liegen, habe ich keine Bemerkungen gefunden. Auch was die Zahl der Nucleolen anbetrifft, stimme ich der Angabe K. C. SCHNEIDERS, welcher dem Kerne der Mitteldarmzelle bei *Ascaris megalocephala* nur den Besitz von einem Nucleolus zuschreibt (1902 S. 328 und 1908 S. 238), nicht bei. EHRLICH hat bei *Ascaris lumbricoides* ähnliche Verhältnisse wie K. C. SCHNEIDER bei *Ascaris megalocephala* gefunden. Die Zahl der Nucleolen habe ich sehr oft größer gefunden, und in dieser Hinsicht stimmen meine Befunde mit denen von GOLDSCHMIDT, VON KEMNITZ und QUACK überein.

Über die »nutritorische Zone« K. C. SCHNEIDERS stimmen meine Angaben mit denen andrer Autoren vollständig überein, nur das Vorkommen eines Diplosoms in dieser Zellgegend erscheint mir problematisch, da ich niemals etwas ähnliches gefunden habe. Meiner Ansicht nach ist die Behauptung K. C. SCHNEIDERS in dieser Hinsicht nicht ohne jeden Zweifel, da selbst die Behauptung: »es läßt sich in der nutritorischen Region ein Diplochonder gewöhnlich in aufrechter Stellung an günstigen Präparaten mit ziemlicher Sicherheit, wenn auch nicht besonders deutlich nachweisen« (1908 S. 238), keine kategorische ist. Ich mache nur auf die Worte »mit ziemlicher Sicherheit, wenn auch nicht besonders deutlich« aufmerksam. Diese Worte bezeugen ganz gut, daß K. C. SCHNEIDER nicht ohne Zweifel seine These aufgestellt hat und daß er vielleicht doch nicht ganz im Klaren war, ob er wirklich ein Zentrosom gefunden hat. Dem kann man jedoch gegenüberstellen, daß er seine Behauptung zweimal wiederholt hat (1902 und 1908). Auch diesen Einwand kann man beseitigen, wenn man erinnert, daß das »Praktikum der vergleichenden Histologie der Tiere« nichts andres ist, wie eine Art zweiter Auflage des speziellen Teiles des »Lehrbuches der vergleichenden Histologie der Tiere«, die zwar neue Untersuchungen in der Zeit von 1902—1908 berücksichtigt, angeblich aber nicht an allen Stellen von dem Autor noch einmal auf Grund neuer mikroskopischer Präparate kontrolliert wurde. QUACK hat auch kein Diplosom in den Mitteldarmzellen bei *Ascaris megalocephala* gefunden, und seine Befürchtungen, »in diesen Zellen, die reich an Granula verschiedener Art und Färbung sind, eines mit Bestimmtheit als Zentrosom anzuerkennen« (S. 32) sind ganz am Platze. Was die Funktion der »nutritorischen Zone« anbelangt, so stimme ich vollständig mit der Behauptung von K. C. SCHNEIDER überein, daß es sich hier um eine Zone handelt, die in der Beziehung zur Resorption der Nahrung steht. In den Mitteldarmzellen

habe ich, außerhalb der »nutritorischen Zone«, eine feinwabige Struktur des Plasmas konstatieren können. Im Plasma sind feine Fibrillen und Körnchen eingelagert. Die letzteren können sogar eine ziemlich bedeutende Größe erreichen. Hirschler (1910 und 1912) hat eine feinwabige Struktur des Plasmas in dieser Zellart konstatiert. — Was die Fäden anbetrifft, so stimmen meine Beobachtungen gar nicht mit denen aller andern Autoren überein. K. C. Schneider beschreibt (1902) die Fäden folgendermaßen: »An Eisenhämatoxylinpräparaten sieht man ein deutlich längsfädiges Gerüst, das besonders basal scharf hervortritt; die einzelnen, hier gleichmäßig verteilten Fäden enden an der Grenzlamelle. Im mittleren Zellbereiche liegen die Fäden vorwiegend peripher, eine Zellmembran bildend; im distalen Drittel verteilen sie sich wieder durch das ganze Sarc. An den gestreckt verlaufenden Fäden fallen sehr gleichmäßig verteilte feine Körnchen auf, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen.« »Sie sind als Desmochondren aufzufassen.« Über die mittlere und basale Region der Zelle: »Je reichlicher die Granulationen vorhanden sind, um so mehr ist das Gerüst peripheriewärts verdrängt; doch kommen einzelne fädige Stränge immer vor.« Über die Kernregion: »Die Gerüstfäden umgeben ihn von allen Seiten« (1902 S. 327, 328). »Die distal nachweisbare feine Körnelung erscheint zu Fäden in Beziehung zu stehen, doch konnte ein sicherer Entscheid nicht gefällt werden« (1908 S. 238).. Bílek hat (1909) in den Muskelzellen ein »Gitterkörbchen« entdeckt, und er behauptet, daß sich ähnliches auch in den Darmzellen bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides*, sowie *semiteres* vorfindet. Seine Erörterungen sind die Folgen den Untersuchungen von Vejdovský bei *Ascaris ensicaudata*, wo dieser Fibrillenbündel von einer ganz bestimmten Anordnung gefunden hat, welche den von Bílek beschriebenen Gebilden analog sein sollen. An dieser Stelle zitiere ich wörtlich die Erörterungen von Bílek: »Im Plasma der Darmzelle von *Ascaris megalocephala* ist ein den Kern umgebender Stützfibrillenapparat vorhanden, die Fibrillen sind hier jedoch nicht so haarfein und in so großer Menge in Bündel wie bei *Ascaris lumbricoides* vereinigt. Es sind hier bloß einzelne, meist spiralgewundene stärkere Fibrillen vorhanden (*s t z f*) die, in der Nähe der dunklen nutritorischen Zone ein wenig sich verzweigend, in der letzteren verschwinden. Bei stärkerer Vergrößerung zeigt sich jede spiralförmige Stützfibrille aus sehr feinen Fasern zusammengeflochten. Oft verläuft eine einzige solche Fibrille durch die ganze Zelle und zerfällt erst in der Umgebung des Kernes in einzelne .... Ästchen, welche um den Kern herumlaufend, sich unter demselben vereinigen, um von diesem Punkte wieder auseinander zu gehen« (1909 S. 639). Hirschler (1910) sagt folgendes über die Fibrillen in den

Darmzellen: »In Mitteldarmzellen habe ich sehr deutlich nach Silberimprägnation (Golgi) und E. H. Färbung Stützfibrillen erhalten, die gewöhnlich nur in der Nähe der Zellperipherie gerade vom Stäbchensaum zur Basalmembran dahinziehen. Ein Gitterkörbchen und Fibrillenbüschel, wie es Bílek in seiner Arbeit abbildet, konnte ich hier nie zu Gesichte bekommen.«

Die Beobachtungen von Quack über die feinen Fäden sind folgende: »... Zelleib bei *Ascaris megalocephala* besitzt ein faseriges alveoläres Rumpfplasma.« »Von der Basis treten meist kurze, kräftige Fibrillen .... auf, die von der Basalmembran ausgehend, oft bis zum Kern, zuweilen noch darüber hinaus zu verfolgen sind .... manchmal aber dicht über der Basalmembran enden.« »Die Fibrillen .... in der Zellwand liegen und als Verdickungen derselben aufgefaßt werden können.« »Von einem intrazellulären Fibrillenbündel oder einem Fibrillenkörbchen um den Kern konnte ich nirgends etwas entdecken.« Den Ausührungen von Quack und Hirschler steht die Bemerkung von Romeis entgegen, indem er behauptet, den Bílekschen Stützfibrillenapparat festgestellt zu haben.

Wie wir aus der vorhergehenden Zusammenstellung von verschiedenen Autoren ersehen, sind die Ansichten derselben sehr verschieden. Die erste Frage ist folgende: »Existiert in den Darmzellen bei *Ascaris megalocephala* eine Fibrillenbildung, wie sie Bílek beschrieben und in der Fig. 7 (Taf. XXVII der Arbeit 1909) abgebildet hat?« Auf diese Frage müssen wir mit nein antworten. Keiner von den Forschern, wie Goldschmidt, von Kemnitz, Quack, Hirschler, K. C. Schneider, Ehrlich hat diese Bildung gesehen. Meine Präparate bezeugen auch dasselbe. Im Gegensatz zu unserer Behauptung steht außer Bílek nur Romeis, welcher sehr undeutlich behauptet, er habe den Stützfibrillenapparat gesehen. Die Behauptung von Romeis ist eine recht unklare, weil er gar nicht deutlich bemerkt, daß er die Stützfibrillen gesehen hat. Ich führe, um die Unklarheit seiner Behauptung zum Ausdruck zu bringen, seine eigenen Worte an: »Daß es mir gelang, in beiden Zellarten (was für Zellen? [von mir hinzugefügt]) neben dem Bílekschen Stützfibrillenapparat Plastosomen ....« (S. 7) und weiter: »Sie (Plastomen [von mir hinzugefügt]) liegen weniger in der zentralen Partie der Zelle, in der nach Bílek der Stützfibrillenapparat liegt, als ....« Die beiden Sätze stimmen gar nicht überein, da Romeis einmal behauptet, er habe die Stützfibrillen des Bílek gesehen, und einige Zeilen weiter den Ausdruck gebraucht »nach Bílek«. Hätte Romeis den Bílekschen Stützapparat an eigenen Präparaten gesehen, müßte er bestimmt sagen »nach meinen Beobachtungen« oder ähnlich, nicht aber »nach Bílek«.

Alle Abbildungen von Bílek zeigen uns klar und deutlich, daß sie nach Präparaten, denen eine ziemlich große Dicke zuteil war, gezeichnet waren. Sonst könnte Bílek gar nicht so schön und auf so langen Strecken den Verlauf der Muskelstützfibrillen sehen. Leider konnte ich in der Bílekschen Arbeit gar keine Angaben finden, wie dick in μ seine Schnitte waren. Die Betrachtung seiner Figuren führt mich aber zu der Annahme, daß die Dicke der Schnitte ungefähr 8—10 μ betragen mußte. Bei Schnitten, welche diese Dicke besitzen, kann man sich sehr leicht bei den Darmzellen täuschen, indem man bei oberflächlicher Betrachtung glaubt, wirklich bei *Ascaris megalocephala* ein zentrales Fibrillenbündel zu finden, wie es Bílek abbildet. Wenn man sie aber näher betrachtet, so findet man, daß man durch die Zellkante der drei zusammenhängenden Zellen irregeführt wurde, indem dieselbe wie ein Fibrillenbündel erscheint. Die Zellwände haben gar keinen vollständig geraden Verlauf, sondern sie zeigen oft eine mehr oder weniger gekrümmte Linie. Diese entspricht vollständig dem, was Bílek abgebildet hat. Schließlich möchte ich noch hinzufügen, daß nicht nur an dickeren Schnitten, sondern auch an verhältnismäßig dünnen (von 5 μ abwärts) so eine Täuschung vorkommen kann. Bei Anfang meiner Studien war ich sehr oft überzeugt, den Bílekschen Stützfibrillenapparat in den Darmzellen gefunden zu haben. Bei näherer und genauerer Untersuchung jedoch wurde ich mir über meine Täuschung klar. Durch diese Darstellung glaube ich ganz richtig und klar das Zustandekommen des Bílekschen Stützfibrillenpartes aufgeklärt zu haben.

Daß die Fäden in Beziehung zur Zellwand stehen, darin stimmen alle Autoren überein, außer Hirschler, der den Fibrillen nur einen Verlauf »in der Nähe der Zellperipherie« (1910 S. 643) zuschreibt.

Daß die Fäden sich an die basalen, stark färbbaren Fasern anlegen, halte ich für sehr wahrscheinlich. Bei Quack finde ich weder eine Bestätigung noch eine Widerlegung meiner Beobachtung. Im Inneren der Zellen sah ich, so wie andre Forscher, feinste Fibrillen in kleiner Zahl.

Die basalen stark tingierbaren Fäden sind als Teile der Zellmembran anzusehen, da sie meistens von ihr ausgehen und mit derselben in Verbindung stehen. Das dürfte wohl auch die große Verwandtschaft zwischen den inneren Zellfäden und den basalen Fäden gut beweisen. Die inneren Zellfäden nehmen doch einen sehr bedeutenden Anteil am Aufbau der Zellmembran. Nur die Färbung der beiden Arten von Fibrillen stimmt nicht überein. Das will ich aber durch die Unterschiede in der Form erklären. Während die basalen Fäden ziemlich dicke Stränge darstellen, sind die Fäden im Innern der Zelle sehr fein; wären die letzteren vielleicht

dicker, dann könnten sie bestimmt mehr von den Farbstoffen in sich speichern und auf diese Weise auch den basalen Fäden ähnlich gefärbt erscheinen. Die basalen Fäden färben sich mit Chromatinfarbstoffen intensiv, ich habe aber keinen bedeutenden Unterschied in der Färbung der beiden Fibrillenarten gefunden. Die Färbbarkeit mit den Chromatinfarbstoffen hat K. C. Schneider zu behaupten veranlaßt, daß es sich hier um eine Bildung handle, die »dem von Goldschmidt für *Ascaris lumbricoides* beschriebenen sogenannten Chromidialapparat (Sarcomitom) entspricht.« (1908 S. 238.) Dieser Behauptung ist ohne weiteres zu widersprechen, da man aus vorhergehenden Erörterungen sehen kann, es handle sich hier um gar nichts andres, wie um die basalen Teile der Stützfibrillen. Weiter will ich auch die Befunde Quacks besprechen, daß die basale Grenzlamelle »zapfen- und lamellenartige Vorsprünge ins Plasma aussendet... An diesen Vorsprüngen inserieren die beschriebenen mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren basalen Fibrillen« (S. 33). Dieser Behauptung von Quack muß man energisch widersprechen. Auf welche Weise inserieren die basalen Fibrillen an den Vorsprüngen? Erfolgt das in- oder außerhalb der Zelle? Wie treten die Vorsprünge in die Zelle oder die basalen Fibrillen aus der Zelle? Sind zum Durchtritt derselben irgendwelche Öffnungen in der Zellmembran vorhanden? Da in der Arbeit von Quack gar keine Antwort auf diese Fragen zu finden ist, muß man ihre Behauptung als eine unbegründete ablehnen. Die basalen Fibrillen verhalten sich so, wie von mir beschrieben wurde; sie stehen mit der Wand der Zelle ohne Zweifel in Verbindung und in sehr enger Beziehung. Quack wurde durch die faserige Zwischenzellensubstanz, die sich an die Zellwand legt, irregeführt.

Die Existenz der glänzenden, runden Körper wurde von allen Autoren sehr oft festgestellt. Alle stimmen überein, daß es sich um Plasmaeinschlüsse handle, die nicht in jedem Tier und in jeder Zelle vorkommen. Es sind sehr oft Zellen, welche von diesen Gebilden vollkommen frei sind, andre wieder, die von diesen vollgepropft sind, zu finden. K. C. Schneider glaubt, man habe es mit Exkretkörnern zu tun. Näheres gibt er nicht an. Goldschmidt erwähnt auch diese Gebilde, die er als lichtbrechende gelbe Tröpfchen bezeichnet. Er behauptet, dieselben seien keine Sekrete, sondern resorbierte und umgewandelte Nahrungströpfchen. Ehrlich beschreibt diese Einschlüsse bei *Ascaris lumbricoides* nicht nur als runde Gebilde, sondern auch als »eckige, an Krystalle erinnernde Gebilde«, was ich wohl bestätigen muß. Auch sah ich, obwohl sehr selten, die Tröpfchen, welche keine runde, sondern eine mehr kantige, zwar nicht ausgesprochene krystallähnliche, Gestalt besitzen. Ein besonders großer

Krystall ist in Taf. XXIV Fig. 22 abgebildet. Die eckigen Tröpfchen hat Ehrlich sehr oft in den Vakuolen, wie seine Beschreibung, sowie seine Figuren bezeugen, gesehen. Zwar habe ich bei *Ascaris megalocephala* keine Vakuolen rund um diese Einschlüsse gesehen, bin aber überzeugt, daß sie auch bei dieser Art vorkommen müssen. Ehrlich verbindet die Existenz dieser Gebilde mit der Degeneration der Zellen; aber in dieser Hinsicht ist er nicht vollständig im Klaren, da er sowohl in degenerierten wie in normalen Zellen gar keine Unterschiede in der Zahl dieser Bildungen gefunden hat. Von Kemnitz behauptet, daß diese Körnchen in einer Beziehung zur Bildung und zum Vergehen des Glykogens stehen, da er sie nur in diesen Gegenden fand, in welchen die Glykogenaufspeicherung erfolgt. Die Natur derselben hält er für eine eiweißartige. Wie wir sehen, sind die Anschauungen bisher erwähnter Autoren gar nicht übereinstimmend und geben uns gar keine sichere Erklärung über die Natur dieser Körperchen. Erst Quack hat uns etwas sicheres über die Natur derselben gezeigt, indem er dieselben als Sphaerokrystalle anerkannt hat. Diese Behauptung finde ich ganz richtig, indem sowohl Ehrlich wie ich nicht nur sphaerische, sondern auch fast normal ausgebildete Krystalle gesehen haben. Weiter kann man das Vorkommen derselben in den Vakuolen, wie Ehrlich beschreibt, sehr gut begreifen, indem man die Vakuolen als Bildungsstätte derselben betrachtet. Die Behauptung von Quack, man habe es hier mit Sphaerokrystallen zu tun, ist vollständig richtig, nur muß man sie insofern erweitern, daß es sich hier nicht nur um die Sphaerokrystalle, sondern auch manchmal um wirkliche Krystalle handelt. Daß Quack, der mit *Ascaris megalocephala* experimentierte, das Vorkommen von beiderlei Arten der Krystalle nicht gefunden hat, ist dadurch erklärlich, daß sie bei dieser Ascaridenart in Form von eckigen Krystallen viel weniger vorkommen, wie bei *lumbricoides*. Zwar habe ich *Ascaris lumbricoides* nicht selbst untersucht und kann in diesem Falle kein sicheres Urteil geben, sondern stütze meine Behauptung auf der Betrachtung der Ehrlichschen Figuren, da nicht nur Fig. 85, sondern auch andre Figuren Tröpfchen enthalten, die nicht immer eine ovale Form besitzen.

Der »Golgische Apparat« (?) wurde von allen bisherigen Autoren in den Darmzellen übersehen, merkwürdigerweise auch von Hirschler, welcher doch bei seinen Versuchen (1910) 2% Osmiumsäure gebrauchte. Bei dem Gebrauch dieser Flüssigkeit konnte ich nach 8tägigem Fixieren den »Golgischen Apparat« zum Vorschein bringen. Der »Golgische Apparat« ist bis jetzt bei *Ascaris* nur in den Geschlechtszellen bekannt, wo ihn Hirschler (1913) sowohl in den Hoden, wie in den Ovarien nachweisen

konnte. Die Methoden, welche er angewandt hat, waren die Kopsche (Einwirkung von 2% Osmiumsäure), sowie die Sjövallsche (Formalin-Wasser-Osmiummethode). Die zweite Methode nach einer gewissen Differenzierung, welche für die Ovarien eine andre, wie für die Spermatozyten sein mußte, hält Hirschler für günstiger zur Darstellung des Golgischen Apparates in den Geschlechtszellen. Mittels der beiden oben genannten Methoden hat er bei *Ascaris lumbricoides* den Golgischen Apparat nachweisen können. Die Form desselben bei der Spermatogenese ist eine ziemlich variable, indem man halbringförmige, fast ringförmige, fast gerade stäbchenförmige und strangförmige Gebilde findet. Von ähnlicher Form ist der Golgische Apparat auch bei der Ovogenese.

K. C. Schneider (1902) beschreibt die brockenartigen Gebilde als die »Trophochondren«, d. h. Körner, deren »Wesen . . . . liegt in der Dissimilation von Nährstoffen, die im Kern aufgestapelt bleiben und erst in bestimmten Fällen, vermutlich auf einen Reiz hin, abgespalten werden.« (S. 106—107.) Goldschmidt (1904) hat diese Plasmabrocken auch gesehen und identifiziert dieselben mit dem »Chromidialapparat«, welcher in den Oesophagus-, Muskel-, Enddarmdrüsen-, Spicularmuskel- und Chylusdarmdilatatorenzellen nach ihm zu finden ist. Er äußert sich in dieser Hinsicht folgendermaßen: »An Stelle der Chromidialstränge findet man in Zellen, die in Tätigkeit begriffen sind, stark tingierbare Brocken (Fig. 32), oft von Wurstform, dann wieder in kleinere Teile zerfallen.« »Da diese färberisch und ihrem allgemeinen Aussehen nach sich wie der Chromidialapparat verhalten, auch nur in tätigen (?) Zellen auftreten, möchte ich sie mit den beschriebenen Strukturen von *Ascaris lumbricoides* identifizieren. Dieser Punkt bedarf aber noch weiterer Untersuchung« (S. 84—85). Dabei muß man erinnern, daß Goldschmidt den Ursprung aus dem Kerne herschreibt, so daß man bei diesen Gebilden, nach ihm, mit gewissen Kernteilen zu tun hat.

Quack bezeichnet diese Plasmabrocken als »homogene Ballen«. »Sie können kugelrund, aber auch bis zu sechs mal länger als breit sein. Ihre Größe übersteigt selten die des Kernes.« »Ferner erscheinen sie vollständig homogen und haben eine glatte Oberfläche. Endlich zeigen sie . . . . eine starke Neigung zum Schrumpfen.« Quack fand sehr oft »Ballen und das Glykogen gleichzeitig« (S. 25). Er glaubt, gegen von Kemnitz, der in ihnen »Glykogen selbst oder doch um in unmittelbarer Beziehung zu diesem stehende Zelleinschlüsse« (S. 541) sieht, mit Vignon übereinstimmend, daß es sich hier um Gebilde »de nature probablement albuminoide« handelt. Bevor ich zur Besprechung der Funktion der Brocken übergehe,

will ich nur konstatieren, daß mir über die Neigung zur Schrumpfung dieser Gebilde aus meinem Studium gar nichts bekannt ist. Daß die Brocken oder die Ballen in keinem Zusammenhange mit dem Kerne stehen, ist ohne weiteres klar; die einzelne Behauptung von Goldschmidt, es handle sich hier um Zellteile, die mit dem Kerne eine gemeinsame Färbung besitzen, ist nicht stichhaltig. Es ist vollständig klar, daß das keine Gebilde sind, die zum Kerne in so enger Beziehung stehen sollen, wie das Goldschmidt betont. Man muß ohne weiteres annehmen, daß das Plasmateile sind, deren Rolle eine ungeklärte ist.

Glücklicherweise kann ich einiges hinzufügen, was wohl die Stelle sowie die Funktion dieser Gebilde in der Zelle etwas erklären kann. Ich mache auf die Taf. XXIV Fig. 16 aufmerksam, welche nach einem Präparate mit 2% Osmiumsäure (5 Tage) behandelt, gezeichnet wurde. Man sieht hier im unteren Teile der Zellen das Verschwinden der Zellgrenzen. Man sieht nur eine große Masse von dichtem Plasma, das den Plasmaballen ähnlich, vollständig homogen ohne irgendwelche Struktur ist. Dieses Plasma nimmt ungefähr ein Viertel der ganzen Zelle ein. Die Zellen sind mit keiner Membran gegen dieses Plasma begrenzt; das Zellplasma zeigt einen Übergang von dem feinwabigen in das homogene. Ganz scharf muß das Fehlen der Fibrillen in diesen Zellen hervorgehoben werden. Einzelne Teile des homogenen Plasmas entsenden auch lange, zungenförmige Vorsprünge, welche als strangähnliche Gebilde tief in die Zellen hineinragen. Daß es sich bei dem unteren homogenen Plasma um das Zerfallsprodukt der einzelnen Zellen handelt, ist ohne weiteres klar, sogar bei der Grenzlamelle sieht man noch einzelne Zwischenzellenlücken. Außerdem sieht man im Plasma sehr große Vakuolen, die vielleicht ihren Ursprung den kleinen Zellvakuolen verdanken. Die Kerne der einzelnen Zellen liegen in einer Entfernung vom homogenen Plasmateil, so daß man hier von einem »Vorrücken« der Kerne in die Höhe sprechen darf. Es handelt sich hier um ein Zerfallen der Mitteldarmzellen. Das Plasma in den untersten Teilen der Zelle beginnt zu zerfallen, indem es aus einem wabigen, mit einzelnen Fäden, in ein homogenes übergeht, gleichzeitig verschwinden die Zellgrenzen, und das zerfallene Plasma wird zu einer Art von »Syncytium.« Wenn der Prozeß des Zerfalles fortschreitet, beginnen die Kerne in die Höhe zu steigen, um vielleicht den schädlichen Einfluß des zerfallenen Plasmas zu vermeiden. Taf. XXIV Fig. 16 zeigt diese Verhältnisse sehr gut; man sieht drei Kerne in verschiedener Höhe liegen. Der Kern, welcher am höchsten liegt, zeigt auch eine kleine Verschiebung nach der Zellmembran. In dieser Zelle sehen wir, daß das Plasma rechts eine Zunge in das Innere der Zelle sendet; der Kern weicht also nach links.

Nach genauem Studium des Präparates, nach welchem die Abbildung 16 gezeichnet ist, bis ich zu der Überzeugung gekommen, daß die »Trophochondren« K. C. Schneiders und die »Chromidien« Goldschmidts nichts andres wie Zerfallsprodukte des Plasmas sind. Beide, zerfallenes Plasma wie die Plasmaballen, haben dieselbe Struktur, nämlich die homogene, die Kerne fliehen vor dem zerfallenden Plasma, und die Plasmaballen findet man nie in der Nähe des Kernes, sondern meistens in der zentralen Zone der Zelle. Wenn man eine Zelle findet, welche einen Plasmaballen unterhalb des Kernes hat, so ist dann gewöhnlich der Kern etwas in die Höhe gehoben; findet sich ein Plasmaballen in der Nähe, aber oberhalb des Kernes, dann ist der Kern in den basalen Teil der Zelle verschoben.

Daß die feinen Fäden in den Zellen des *Ascaris*-Darmes eine große Rolle beim Bilden der Zellmembran spielen, wurde schon oben gezeigt. Beim Auftreten des zerfallenen Plasmas schwinden die feinen Fibrillen in der Zelle, und man findet gleichzeitig, daß die Membran sich auflöst. Bei dem Auftreten einer größeren Zahl der Brocken wird die Zahl der feinen Fibrillen im Innern der Zelle eine viel geringere, wie in der Zelle, welche von diesen Gebilden frei ist, oder sie wenigstens nicht in einer so großen Zahl besitzt. Aus diesem ähnlichen Verhalten darf man schließen, daß es sich bei den Plasmaballen um das zerfallene Plasma handelt. Diese Behauptung findet auch ihre Begründung darin, daß diese Gebilde nicht in allen Därmen von *Ascaris* enthalten sind. Außer den Plasmaballen, die als zerfallene Plasmateile anzusehen sind, findet man, wie oben bemerkt, auch in den Darmzellen die länglichen Gebilde, die sich mit Bendascher Mischung intensiv violett färben. Was dürften diese Gebilde sein? Es handelt sich hier angeblich um Bakterien, welche in die Zellen des Darmes eingedrungen sind. Man darf hier nicht von einer Plasmakomponente, sondern von Fremdkörpern sprechen; wahrscheinlich sind es Bakterien. In der Fig. 15 Taf. XXIV ist abgebildet, wie der Kern vor einem solchen stark färbbaren Körper flieht.

Über die Glykogenverteilung in den Darmzellen bei *Ascaris megalocephala* habe ich keine speziellen Studien betrieben und muß in dieser Hinsicht auf die Darstellungen von Quack verweisen. Quack hat bei *Ascaris megalocephala* viel reichlicher Glykogen gefunden, wie bei *Ascaris lumbricoides* in der Zellenmitte. Als Bildungsstätte des Glykogens sieht er die Vakuolen der Zellkappe an. Der Umstand erscheint mir etwas fraglich, da ich die Kappen meistens homogen fand und in ihnen die Vakuolen sehr selten sind.

3. Enddarm.

Der Mitteldarm geht in den Enddarm auf diese Weise über, daß sich zwischen dem ersteren und dem letzteren eine Rinne bildet. Der Enddarm hat bei den Autoren verschiedene Bezeichnungen gefunden: Mastdarm, Kloake, Enddarm, Afterdarm. Ich behalte die Benennung Enddarm bei und zwar aus dem Grunde, weil sie die Lage dieses Darmteiles am besten charakterisiert. Voltzenlogel gebraucht auch diese Benennung. Die andern Benennungen sind aus Gründen, welche Voltzenlogel anführt, nicht zu gebrauchen. — Der Enddarm besitzt eine röhrenförmige Gestalt. Er ist dorsoventral abgeplattet. Die Länge ist, wenn man die Länge des ganzen Tieres in Betracht zieht, eine sehr geringe. An seinem Vorderende ist er trichterähnlich gebaut, und zwar kommt die Trichterform dadurch zustande, daß der Enddarm in dieser Partie dünner ist als in der hinteren; außerdem erweitert sich das Lumen des Enddarmes, und in diese Erweiterung ragt die hintere Partie des Mitteldarmes, welcher von dem Enddarm durch das plötzliche Fallen der Zylinderepithelzellen streng abgegrenzt ist. Nach innen ist der Enddarm mit der Cuticula ausgekleidet. Diese Cuticula geht in die Körpercuticula über. Es bestehen jedoch gewisse Unterschiede zwischen der Enddarm- und der Körpercuticula: die erste ist dünner, hat keine Ringelung sowie nicht alle Schichten wie die Körpercuticula.

Die Enddarmcuticula hört in der Nähe des Chylusdarmes auf. In dieser Region kommen die Zellen der Subcuticula direkt an das Lumen zu liegen. Vier Zellen bilden den Anfang des Enddarmes. Sie legen sich der Cuticula an und erstrecken sich nach hinten. Die Anordnung der Zellen beim Weibchen und Männchen ist eine verschiedene. Beim Männchen liegt eine Zelle dorsal und eine ventral, je eine links und je eine rechts seitlich. Eine andre Anordnung finden wir beim Weibchen, indem die dorsale Zelle mächtig ausgebildet ist und die dorsalen, sowie die seitlichen Teile des Enddarmes einnimmt, während die drei andern Zellen eine ventrale Lage besitzen und viel kleiner wie die dorsale sind. Der weitere Teil des Enddarmes ist von kleineren Zellen gebildet. Die Zahl derselben kann man nicht feststellen. Auf den vorderen vier Zellen liegen noch andre Zellen, welchen eine Drüsennatur zuzuschreiben ist. Sie bilden einen Ring. Die Zahl der Zellen in diesem Ringe ist eine verschiedene, indem beim Weibchen nur drei Zellen, beim Männchen sechs zu finden sind. Beim Weibchen sind sie nur an der dorsalen Seite vorhanden. Beim Männchen sind sie so angeordnet, daß eine Zelle, welche eine beträchtliche Höhe und schmale Basis besitzt, weil sie zwischen die Spicula

zu liegen kommt, dem medianodorsalen Teile des Enddarmes aufsitzt. Zwei kleinere liegen auch dorsal, aber mehr seitlich. Drei, viel kleinere, Zellen liegen an der ventralen Seite des Enddarmes. Nicht zwischen allen Zellen kann man die Zellgrenzen finden, und deshalb muß man annehmen, daß die einzelnen Zellen miteinander ein Syncytium bilden. Der Leib der Enddarmzellen ist von zwei Plasmaarten gebildet, indem nach außen eine hellere, nach innen (der Cuticula nahe) eine dunklere Plasmaschicht liegt. In der inneren Plasmaschicht hat das Plasma zahlreiche feine Körnchen, und diese bedingen die dunklere Farbe. In beiden Plasmaarten ist das Plasma feinwabig, nur die Zwischenwabensubstanz ist hier nicht mit Körnchen beladen.

Der Kern hat nur einen Nucleolus und besitzt eine ovale Form. Im Plasma sieht man die Fasern, welche auf den ersten Blick eine radiäre Anordnung zu besitzen scheinen. Sie heften sich an die Cuticula an und verjüngen sich, allmählich im Plasma verschwindend. Wie eben bemerkt wurde, ist ihre Anordnung nur eine scheinbar radiäre, indem die Fasern vorn in den Zellen entspringen und nach hinten in längsparallelem Verlauf ziehen, um sich hie und da an der Cuticula zu befestigen. Dadurch kommt ihre scheinbar radiäre Anordnung zustande. Durch die scheinbar radiäre Anordnung der Fasern im Enddarm kommt oft eine Ähnlichkeit mit dem Bau des Oesophagus zum Vortäuschen. Die Beschaffenheit dieser Fasern ist eine muskulöse. Sie dienen zur Erweiterung des Enddarmlumens und können dadurch bei Entfernung der Exkremente behilflich sein. Als Antagonist dieser Muskelfasern fungiert ähnlich wie im Oesophagus die cuticulare Auskleidung. Die Fasern müssen sich anders, wie im Oesophagus an dem Enddarmende anheften, da der Enddarm keine äußere cuticulare Auskleidung besitzt. Diese Fasern bedingen das rapide Ausspritzen der Exkremente, was man bei lebendigen Tieren so oft beobachten kann.

Außer den Muskelfasern findet man in diesen Zellen die »Chromidien« (Taf. XXVI Fig. 34 *cr*), welche hier sehr zahlreich vorhanden sind und niemals zu fehlen scheinen, ähnlich wie in den Oesophaguszellen. Sie haben hier meistens eine perlschnurähnliche Gestalt, aber sowohl die Zahl, wie die Form derselben ist eine recht verschiedene. Alles, was von den Oesophaguschromidien gesagt wurde, kann man auch auf die »Chromidien« des Enddarmes beziehen; was die Fundstellen der »Chromidien« anbetrifft, so finden sie sich immer nur in dem helleren Plasma vor; in dem dunkleren konnte ich sie niemals feststellen. Merkwürdig ist es, daß man bei den Weibchen in diesen Zellen viel weniger »Chromidien« findet, wie bei den Männchen.

Die Drüsenzellen enthalten einen großen, bläschenförmigen Kern, welcher, wie sich VOLTZENLOGEL sehr gut und entsprechend ausdrückt, von einer »zwiebelschalenartig geschichteten Membran« umgeben ist. Im Innern des Kernes findet man eine körnchenähnliche Struktur. Nucleolus ist nicht zu finden. Die Rolle des Nucleolus scheinen die sehr zahlreichen Körner übernommen zu haben, welche sich durch ihr färberisches Verhalten und zwar durch ihre viel schwächere Aufnahme der Tinktionsstoffe, auszeichnen. Das Plasma zeigt eine feinwabige Struktur, jedoch die Zwischenwaben sind sehr reich mit den Granulationen erfüllt. Man kann zweierlei Arten von Plasma unterscheiden: eine dichtere, welche dunkler ist und meistens am Rande liegt, sowie eine hellere, lockere, die im Innern der Zelle sich findet. Die erstere liegt aber nicht streng nur am Rande; im Gegenteil sendet sie zahlreiche Auswüchse nach dem Innern, welche dort anastomosieren, und auf diese Weise bildet sie eine Art von Gerüst im Innern der Zelle.

Im Plasma findet man zahlreiche »Chromidien« (Taf. XXVI Fig. 33 *cr*). Die Zahl derselben ist jedoch eine sehr schwankende; man findet Zellen, welche fast keine »Chromidien« enthalten und solche, die mit »Chromidien« förmlich überladen sind. Die Form der »Chromidien« ist eine ovale, entweder kugelähnlich oder eiförmig. Nicht nur die äußere Gestalt, sondern auch die Größe derselben unterliegt großen Schwankungen. Man findet ganz kleine punktförmige bis die Kerngröße erreichende »Chromidien«. Was die Funktion dieser Zellen anbetrifft, so muß man sie als Drüsenzellen betrachten, da die Gründe, welche VOLTZENLOGEL in dieser Hinsicht anführt, zwar keine beweisende sind, jedoch immer am meisten der Wirklichkeit zu entsprechen scheinen.

Der Enddarm von *Ascaris megalocephala* wurde bisher nur von einem Autor und zwar von VOLTZENLOGEL genauer untersucht; gelegentlich hat ihn auch GOLDSCHMIDT untersucht. Trotzdem ist er dank dem erschöpfenden Studium von VOLTZENLOGEL sehr gut bekannt. Meine Befunde stimmen mit dessen vollständig überein. Über die Subcuticula ist zu bemerken, daß VOLTZENLOGEL das Vorkommen der »Chromidien« in dieser nicht bemerkt hat. Natürlich kann man sich darüber gar nicht wundern, da in der Zeit, in welcher die Arbeit von VOLTZENLOGEL erschien, noch keine Rede von »Chromidien« war. Merkwürdig ist jedoch, daß weder GOLDSCHMIDT, welcher doch die »Chromidien« in den *Ascaris*-Zellen als erster gesehen hat, noch HIRSCHLER, der seine Befunde nachprüfte, »Chromidien« in den Enddarmsubcuticulazellen gesehen haben. Dem entgegen muß ich ausdrücklich behaupten, daß sich diese Gebilde hier vorfinden und zwar, was die Form anbetrifft, in einer, die vollständig den

»Oesophaguschromidien« entspricht. Die Drüsenzellen wurden von mehreren Autoren beschrieben. A. Schneider, Hesse u. a. haben diese Zellen untersucht. Die einzelnen Autoren sind jedoch gar nicht über diese Zellen einig. So z. B. wird die Zahl derselben von einigen nur auf drei bemessen. Erst Voltzenlogel hatte die Unterschiede bei Männchen und Weibchen festgestellt, und zwar daß bei ersterem die Zellen in der Zahl 6, bei letzterem in der Zahl drei vorhanden sind. Nicht alle Autoren behaupten, daß diese Zellen wirkliche Zellen sind. Hesse z. B. glaubt, die Kerne dieser Zellen seien Bläschen von exkretorischer Funktion. Die Zellen nennt er »Gewebepolster«. Die Funktion derselben ist bis heute nicht ganz geklärt, obwohl Voltzenlogel ziemlich treffende Gründe dafür liefert, daß es sich bei diesen Zellen um Drüsen handelt. In dieser Hinsicht will ich einige Sätze aus seiner Arbeit (1902 S. 490) anführen: »Auf die Frage, ob diese Zellen Drüsen sind, könnte man eine Antwort erwarten, indem man die Struktur des Zellenleibes genau untersucht. Das ist aber bei der großen Mannigfaltgikeit der Bilder, die man in den Präparaten verschiedener Exemplare antrifft, mit großen Schwierigkeiten verbunden. Bisweilen fand ich das Protoplasma in eine dünne, dichtere Rindenschicht und eine schaumige Markmasse geschieden. In andern Fällen waren diese Substanzen unregelmäßig verteilt. In manchen Präparaten erwies sich das Protoplasma als frei von körperlichen Einschlüssen. Nicht selten aber waren solche vorhanden, bald in Form von größeren und kleineren stark lichtbrechenden Kügelchen, die an die Dotterkörper von Eizellen erinnern, bald waren es Anhäufungen von kleineren Körnchen. Gelegentlich machten letztere nach ihrer Färbung den Eindruck von Chromatinbrocken. Bei *Ascaris lumbricoides* habe ich große farblose Blasen gesehen. Alle diese Beobachtungen scheinen nur mit der Deutung der Zellen als Drüsen wohl vereinbar zu sein, wenn sie auch nicht ausreichen, sie zu beweisen. Gestützt wird dieselbe besonders dadurch, daß das Protoplasma des Exkretionskanales in der Umgebung seines großen Kerns ähnliche Strukturverhältnisse aufweist. Die Existenz eines besonderen Ausführungsganges und vollends eines in der Nähe des Afters ausmündenden, wie Leuckart ihn angibt, muß ich entschieden in Abrede stellen.« Die Annahme von Voltzenlogel, daß wir es mit Drüsenzellen zu tun haben, wird auch von Goldschmidt völlig anerkannt, und auch ich stimme dem bei. Was Goldschmidt jedoch über die Plasmastruktur angibt und abbildet, kann man nicht ohne weiteres annehmen, darüber bin ich andrer Ansicht wie dieser. Erstens möchte ich die Kernmembran keine scharf konturierte nennen. Zweitens habe ich niemals etwas vom Ausschieben der Pseudopodien des Kernes in das Plasma gesehen. Die Kern-

membran wurde schon oben von mir übereinstimmend mit Voltzenlogel geschildert, und deshalb sehe ich von weiteren Bemerkungen ab. Was den Kern, welcher nicht die gewöhnliche regelmäßige Begrenzung zeigt, »sondern allseitig und besonders stark an einem Pole spitze, pseudopodienartige Fortsätze in das Plasma sendet« (1905 S. 87), anbetrifft, so ist man ohne weiteres im klaren, daß es sich um künstliche Produkte, nicht aber um natürliche Erscheinungen handelt. Solche »pseudopodienartige Fortsätze« des Kernes sieht man nicht nur bei *Ascaris* in den Drüsenzellen, sondern an allen Präparaten, die schlecht fixiert sind. Die »Chromidien« in den Drüsenzellen wurden zuerst von Voltzenlogel gesehen, und er belegte sie zwar aus klaren Gründen nicht mit diesem Namen, aber er ist der Ansicht, »daß letztere nach ihrer Färbung den Eindruck von Chromatinbrocken« (S. 490) machen.

Goldschmidt sieht als erster »Chromidien« in diesen Zellen, belegt sie mit diesem Namen, und, was die äußere Form derselben anbetrifft, stimmen meine Befunde mit den seinigen überein. Dagegen wurde die innere Struktur derselben von ihm anders beobachtet als von mir. Er schreibt ihnen eine Vakuolisierung zu, von welcher ich keine Spur gesehen habe. Die »Chromidien« haben immer eine dichte, kompakte, homogene Struktur. Sie stellen Brocken dar, die den »Trophochondren« K. C. Schneiders in den Mitteldarmstellen ähnlich sind, jedoch ähnlich wie die ersteren keine Vakuolisierung aufweisen. Hirschler hat keine »Chromidien« in den Drüsenzellen des Enddarmes gefunden.

III. Muskeln.

1. Schließmuskel und Dilatator des Chylusdarmes.

Ganz merkwürdig ist der Apparat, welcher aus dem Schließmuskel sowie seinen Antagonisten besteht, gebaut. Er ist im allgemeinen von drei Muskelzellen aufgebaut, und zwar bildet eine Zelle den Schließmuskel des Chylusdarmes (Sphincter prérectal), zwei dagegen bilden die Dilatatoren. Die Dilatatoren haben aber nicht ausschließlich eine Funktion. Sie geben die Seitenabzweigungen, welche den Ductus ejaculatorius umspinnen, und auf diese Weise die Muskulatur desselben bilden. Der Schließmuskel des Chylusdarmes ist bei *Ascaris megalocephala* im hinteren Teile des Darmes gelegen. Er bildet einen Ring, welcher seinen Ursprung einer einzigen Zelle verdankt. Die Zelle bildet ein Bündel von Muskelfibrillen, welches von einer Protoplasmaschicht umgeben ist. Diese Protoplasmaschicht besitzt an der dorsalen Seite einen Kern. Das Protoplasma

hat einige feine Fortsätze in das umgebende Plasma. Die Struktur des Plasmas ist feinwabig, und in ihm habe ich keine »Chromidien« gefunden. Die Dilatatoren des Chylusdarmes bilden zwei Zellen, deren Kerne seitlich ventral liegen. Die beiden Zellen senden mehrere Fortsätze zur Subcuticula des Körpers und Fortsätze, welche die Bursalmuskulatur bilden; die Zellen sind vollständig von den Muskelfibrillen eingenommen und man findet gar kein Protoplasma. Dieses befindet sich in der nächsten Umgebung des Kernes und dort bildet es eine große Ansammlung (Taf. XXIII Fig. 32). Was die Fortsätze anbetrifft, so gibt es gewisse Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen. Die Weibchen sind viel einfacher gebaut, indem hier die Fortsätze, welche die Bursalmuskulatur bilden, fehlen. Beim Weibchen gehen von jeder Zelle fünf Fortsätze, und zwar zwei ventrale und zwei dorsale aus, welche sich an der Subcuticula anheften. Der fünfte Fortsatz ist ein Innervierungsfortsatz, welcher sich an die Bauchlinie anheftet. Beim Männchen herrschen ähnliche Verhältnisse, nur entstehen durch das Entspringen einzelner Fortsätze einige Differenzen. Die ventrolateralen Fortsätze liegen ungefähr in der Mitte der Seite des Körpers, so daß man sie als laterale bezeichnen kann. Auf diese Weise kann man die ersten vier Fortsätze in dorsale, dorsolaterale, -laterale und ventrale einteilen.

Von den männlichen Dilatatorzellen geht je ein Protoplasmafortsatz, welcher sich in zwei Teile teilt, aus in einen, welcher den Ductus ejaculatorius von oben, und in einen andern, der ihn von unten umfaßt. Diese Fortsätze geben kleinere ab, welche anastomosieren. Außerdem verbinden sich die Fortsätze der einen Zelle mit denen der Zelle der andern Seite, und so kommt es zur Bildung eines dichten Geflechtes. Die Bursalmuskeln, welche eine längliche Gestalt besitzen und meistens neben dem ellipsoidischen Kerne eine Plasmaanhäufung zeigen, sind vollständig von den Fortsätzen der Chylusdarmdilatatoren separiert und treten mit diesen in keine Verbindung.

Wie oben gesagt wurde, bildet das Plasma nur in der nächsten Umgebung des Kernes eine größere Ansammlung. Sie besitzt an dieser Stelle eine feinwabige Struktur, die Zwischenwaben sind mit sehr feinen Granulationen erfüllt. An dieser Stelle findet man die »Chromidien« (Taf. XXVI Fig. 32 *cr*). Diese besitzen meistens eine kugelige Form. Außer diesen findet man öfters auch solche, die eine Bisquitform besitzen können; manchmal reihen sie sich an, ohne jedoch in nähere Verbindung miteinander zu treten. Die ellipsoidischen Formen, welche eine Verbindung zwischen der kugeligen und hantelähnlichen bilden, sind auch ziemlich oft zu beobachten.

Was den Bau der Dilatatoren anbetrifft, so stimmen die Autoren überein. Die »Chromidien« wurden von GOLDSCHMIDT gefunden, und die Existenz dieser Gebilde wurde von HIRSCHLER bestätigt. Die Zahl der vorkommenden »Chromidien« ist von GOLDSCHMIDT als die größte von allen Zellen bezeichnet worden. Die Form der »Chromidien« soll nach GOLDSCHMIDT eine ziemlich variable sein. In dieser Hinsicht bin ich etwas andrer Meinung, indem ich meistens die »Chromidien« in den Dilatatoren in der Taf. XXVI Fig. 32 abgebildeten Form gefunden habe. Das Vorkommen von feinen Fäden habe ich niemals gesehen. Die Behauptung von GOLDSCHMIDT, daß die »Chromidien« eine Vakuolisierung zeigen, kann ich an meinen Präparaten nicht bestätigen, und so wie in andren Zellen auch diesen »Chromidien« eine homogene Struktur zuschreiben.

2. Muskelzellen der Mittelkörperregion.

Die Körpermuskulatur bei *Ascaris megalocephala* bildet eine einzige Reihe von großen, langgestreckten Zellen, die bei der makroskopischen Betrachtung als lange, seitlich zusammengedrückte Fasern erscheinen. Die Muskelzellenschicht legt sich direkt an das Epithel, die Subcuticula, mit welcher die Muskelzellen in enger Beziehung stehen. Man kann bei *Ascaris megalocephala* vier Muskelfelder unterscheiden: zwei dorsale und zwei ventrale. In jedem Felde kann man noch drei Arten von Muskelzellen unterscheiden: 1. Seitenwulstzellen (Fibres sublatérales nach CAPPE DE BAILLON), 2. Medianzellen (Fibres submédiaires), 3. Mediallinienzellen (Fibres submédianes). Die Bezeichnung der Zellen gibt schon die Lage derselben im Muskelfelde an. Die Seitenwulstzellen liegen in der nächsten Umgebung der Seitenlinien (Seitenwulste), die Medianzellen in der Mitte des Feldes, die Mediallinienzellen dagegen in der nächsten Gegend der Mediallinien. Je nach der Lage der einzelnen Muskelzellenarten kann man dorsale und ventrale und zugleich rechte und linke Zellen unterscheiden. Was die strukturelle und funktionelle Bedeutung der einzelnen Arten anbelangt, so ist zwischen ihnen kein Unterschied vorhanden, und die Einteilung der Muskelzellen in die drei oben genannten Arten hat nur eine topographische Bedeutung.

Jede Zelle bei *Ascaris megalocephala* zeigt zwei Grundbestandteile: 1. Faser, 2. Zellkörper (Markbeutel). Die Faser besitzt eine plumpe Gestalt und ist im Verhältnis zur Größe der ganzen Zelle kurz. Sie ist der einzig kontraktile Teil der Ascaridenmuskelzelle. Die kontraktile Substanz ist beim Querschnitt in Form eines stark verlängerten Hufeisens angeordnet, dessen konvexer Teil an die Subcuticula grenzt; während die freien Teile (Arme) frei in das Innere des Leibes hineinragen,

sendet der Beutel seinen sarcoplasmatischen Fortsatz (Sarcachse) in das Hufeisen ein. Der Markbeutel ist ausschließlich sarcoplasmatischer Natur, er steht mittels der Sarcachse mit der kontraktilen Substanz in Verbindung. Der Markbeutel ist stark entwickelt und besitzt eine sackähnliche Gestalt. Aus ihm entspringen mehrere Fortsätze (wenigstens zwei), von denen der größte (Nervenfortsatz) sich zur Mediallinie zieht, während sich die andern (Nebenfortsätze) entweder miteinander vereinigen (Muskelverbindungsfortsätze) oder frei (Freifortsätze) in die Leibeshöhle hineinragen. Dort, wo sich die Sarcachse der Fasern mit dem Markbeutel vereinigt, liegt gewöhnlich der ovale Kern, der jedoch meistens etwas von der Faser entfernt, mehr der Mitte des Zellkörpers genähert ist.

Die kontraktile Rindenschicht der Faser bildet kein einheitliches Gebilde, sondern sie zerfällt in Muskelleisten (in Taf. XXII Fig. 1 und 2), welche radiär angeordnet sind. Zwischen den Muskelleisten liegt eine Kitt- (Grund-)substanz (Taf. XXII Fig. 1 und 2 *g*), deren Bau nach Bütschli aus zwei Wabenreihen besteht, zwischen welchen, oder besser gesagt, deren Wände nach ihm die Zwischenleiste bilden sollen. Diese Darstellung von Bütschli bedarf einer Modifizierung und näheren Auseinandersetzung, die weiter unten erfolgen wird. Die Kittsubstanz läßt sich entweder färben oder kann ungefärbt bleiben. Sie hat eine dichte, sehr feinkörnige, fast homogene Beschaffenheit.

Die Leisten bestehen aus einer Reihe von Myofibrillen, die Apáthy mittels der Vergoldungsmethode dargestellt hat. Diese Myofibrillen stehen radiär in der Zelle und in den Leisten hintereinander, manchmal sogar in zwei Reihen angeordnet. Diese Anordnung wurde von Bütschli bestritten, indem er von seiner Wabentheorie des Plasmas überzeugt, auch in den Leisten eine Reihe von Waben zu sehen glaubte. Seiner Ansicht stellte sich später, wie oben bemerkt wurde, Apáthy entgegen. Er arbeitete mit andern, viel spezifischeren Methoden (Vergoldung) wie Bütschli (Delafieldsches Hämatoxylin und Gentianaviolett) und konnte deshalb die richtigen Details entdecken. Die Muskelleisten verlaufen nicht in der ganzen Länge der Fasern, sondern sie sind meistens kürzer wie die Fasern selbst. Auch ihre Breite unterliegt bemerkenswerten Schwankungen. Die Leisten verlaufen nicht parallel, sondern nur die einzelnen Teile der Rindenschicht haben Leisten, die einen ungefähr parallelen Verlauf besitzen.

Zwischen den Leisten befindet sich eine Zwischensubstanz von feinkörniger bis homogener Beschaffenheit. Diese Substanz kann entweder gefärbt sein oder ungefärbt bleiben. Ohne irgendwelche besondere Grenzen geht sie in das Plasma der Faserachse über. Bütschli beschrieb

zwischen den Leisten als eine »Zwischenleiste« eine dunklere Stelle. Diese Zwischenleiste wurde Bütschli meiner Ansicht nach durch die Fibrillen des Stützapparates, von dessen Existenz er noch nicht unterrichtet war, angeblich vorgetäuscht. Die Stützfibrillen in den Muskelzellen bei *Ascaris megalocephala* sind meistens von etwas dichterem Plasma begleitet, das, sie meistens verhüllend, doch den Verlauf derselben andeutet. Wenn man die Abbildungen von Bütschli (1892) und das Schema der Muskelzellenstützfibrillen bei Goldschmidt (1910) vergleicht, erkennt man sofort den Weg, auf welchem Bütschli zu seinen »Zwischenleisten« gekommen ist. Die Zwischenleisten sind also nichts andres wie Plasmaumhüllungen der Stützfibrillen zwischen den Muskelleisten.

Die Sarcachse der Faser ist vom Plasma erfüllt, das eine wabige Struktur zeigt. Die Waben sind hier viel kleiner wie im Zellkörper. Da jedoch in der Sarcachse sehr viele Stützfibrillen verlaufen (und wie unten geschildert, findet dadurch eine starke Ansammlung derselben statt), deren Hülle ein Plasma von feinfädiger Struktur bildet, ist die feinwabige Beschaffenheit etwas verhüllt, und man glaubt manchmal, daß man mit feinfädigem Plasma zu tun hat.

Der Markbeutel, in dessen unterstem Teile der ovale Kern liegt, ist mit einem wabigen Plasma erfüllt. Der Kern liegt im untersten Teile des Markbeutels und besitzt gewöhnlich eine kugelförmige Gestalt. Die Lage desselben ist meistens eine zentrale, so daß er ungefähr gleich weit von allen Teilen des Markbeutels entfernt liegt. Im Innern des Kernes (Taf. XXII Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. XXIII Fig. 9 *k*) sieht man Chromatin, welches in Form von großen Brocken, Ballen oder auch als feine Granula verteilt ist. Außerdem sieht man einen oder zwei Nucleolen. Die Zahl derselben wurde nie größer wie zwei beobachtet. Um den Kern herum sieht man meistens einen sich dunkler färbenden Plasmateil. Das ist der Teil, welcher von Bílek als »Gitterkörbchen« beschrieben wurde (Taf. XXII Fig. 1); dieser Teil von Plasma ist wabig, so wie das andre Plasma des Markbeutels. Die Waben sind aber hier sehr fein, und nur hie und da sieht man größere Waben. Außerdem ruft die große Zahl der Stützfibrillen, die hier ihren Konzentrationspunkt besitzen, einen ähnlichen Eindruck wie in der Sarcachse der Faser hervor. Deshalb kann man sich gar nicht wundern, wenn man bei Bílek findet, daß es sich hier um feinste Verzweigungen der Fibrillen handle. Daß es sich um keine Fibrillenverzweigung und Auflösung in feinere handelt, hat schon Goldschmidt (1904) bemerkt. In dieser Hinsicht muß man seine Bemerkungen vollständig anerkennen.

An die Kernmembran legt sich eine zirkuläre, feinfädige Plasmaschicht (Taf. XXI Fig. 1 *ff*). Diese ringähnliche Schicht, die von Vakuolen voll-

ständig frei ist, entspricht wohl ähnlichen Plasmaringen (Taf. XXV Fig. 25 *fz*), die auch um den Kern der Oesophagusepithelzellen liegen. Um den Kern herum liegt der Stützfibrillenapparat. Die Fibrillen haben hier ihren Konzentrationspunkt, um dann nach allen Seiten sternförmig, von feinfaserigen Plasmabündeln begleitet, auszugehen.

Die oben geschilderte Lage, sowie die ovale Form des Kernes ist meistens eine konstante, und beide scheinen eng miteinander verknüpft zu sein. Ganz merkwürdig erscheinen die Kerne, welche angeblich durch den Seitendruck der Stützfibrillen mit entsprechendem Plasmazug zusammengedrückt erscheinen (Taf. XXII Fig. 2 und Taf. XXIII Fig. 9). Der Kern nimmt in diesem Falle eine ellipsoidische Gestalt an. Ganz merkwürdig ist es, daß um diese Kerne gar kein »Gitterkörbchen« vorhanden ist, sondern daß der Kern direkt im Plasma liegt, dessen Struktur der des Zellkörpers ähnlich ist, und daß die Fibrillen mit ihren Plasmaüberzügen direkt an den Kern grenzen. Bei diesen Kernen sieht man keinen Unterschied zwischen dem »Gitterkörbchen«plasma und dem Rest des Zellkörperplasmas. Die Verschiebung der Lage des Kernes in das Innere des Markbeutels findet man nie, dagegen sehr oft eine Verschiebung in das Innere der Sarcachse, wobei er manchmal sehr tief bis zur Hälfte der Achsenhöhe heruntersteigen kann (Taf. XXIII Fig. 13). Mit dem Verschieben der Lage des Kernes ist die Veränderung der Gestalt sehr eng verbunden, die hier eine spindelförmige ist. Die Chromatinteile waren bei diesen spindelförmigen Kernen immer sehr dicht. Das Chromatin färbte sich hier viel intensiver (Taf. XXIII Fig. 13) wie in andern Zellen, und im Kerne sah man keine freien Lücken. Über diese Verhältnisse gibt uns die Fig. 13 ein gutes Bild, in welcher wir Chromatin so intensiv gefärbt sehen, daß der ganze Kern fast vollständig homogen erscheint, und der Nucleolus sowie ein paar Chromatinbrocken sehr schwer voneinander zu unterscheiden sind. Bei diesen Kernen, die in die Tiefe der Muskelsarcachse rückten, ist gar nichts von einem feinfaserigen Hof des Plasmas und von der Stützfibrillenkonzentration (»Gitterkörbchen«) zu sehen. Der Kern liegt direkt im Plasma der Sarcachse, das gar keine speziellen, dem normalen Verhältnisse entsprechenden Differenzierungen zeigt. Außerdem kann man sehr oft Kerne bemerken, die eine mondsichelförmige Gestalt besitzen (Taf. XXII Fig. 3 und 4). Diese Kerne liegen immer im Zellkörper, und rund um dieselben ist sowohl ein faseriger Plasmahof sowie ein »Gitterkörbchen« zu sehen. Im Innern des Kernes sieht man immer zwei Nucleolen, die weit von einander entfernt, meistens in den äußersten Spitzen des Kipfels liegen (Taf. XXII Fig. 3). Diese merkwürdige Gestalt der Kerne ist eine recht häufige. Meiner Ansicht nach ist sie auf

künstlichem Wege (Einwirkung der Konservierungsflüssigkeiten) entstanden, indem die Konkavität des Kernes nicht mit Plasma erfüllt ist, sondern vollständig leer bleibt.

Das Plasma der Zelle zeigt meistens eine, mehr oder weniger feine, wabige Struktur. Im Plasma ziehen viele Fibrillen, die die Form der Waben beeinflussen können, indem sich dieselben in der Richtung des Fibrillenverlaufes erstrecken und eine mehr oder weniger ellipsoidische Gestalt annehmen. In diesen Fällen ordnen sich die Waben sehr oft in Reihen an. Besonders schön ist das in den Fortsätzen des Zellkörpers zu sehen, wo diese Erscheinung sehr oft auftritt. Die Größe der Waben ist eine recht schwankende von sehr großen bis zu ganz kleinen; meistens jedoch ist das Plasma gröber wabig, wie in den Darmzellen. Das Plasma zwischen den Waben erscheint meistens homogen oder ist sehr feinkörnig. Außerdem findet man im Plasma intensiv eosinophile Granula (Taf. XXIII Fig. 11), die nach der Behandlung mit Osmiumsäure einen aschgrauen Ton annehmen und dadurch ziemlich stark von dem gelblichen Plasma abstechen. Die Granula sind in dem grobwabigen Plasma in viel größerer Zahl, wie in dem feinen vorhanden. Die eosinophilen Granula sind zweierlei Art, kleinere und größere, und in der Zahl sind die kleinen 5—7 mal soviel vorhanden wie die großen. Die großen Granula liegen vielmehr in der Gegend der groben Waben, während sich die kleinen Granulationen in der Nähe der feinen befinden.

Über das Plasma der kontraktilen Rinde, das ist der Muskelleisten und der Zwischenleisten, kann nicht viel neues gesagt werden. Die Muskelleisten erscheinen mir vollständig homogen ohne irgendwelche Vakuolisierung. Da ich die Vergoldungsmethode nicht gebrauchte, muß ich mich auf die Angaben von Apáthy und Goldschmidt stützen und nach ihnen behaupten, daß sich in den Muskelleisten die Myofibrillen befinden. Die Zwischenleistensubstanz ist feinwabig mit eingelagerten sehr feinen Granulationen, so daß sie fast homogen erscheint.

Die Sarcachse ist auch feinwabig, aber infolge von vielen Stützfibrillen und deren feinfaserigen Plasmaüberzügen, die sich hier sehr reichlich konzentrieren, ist die wabige Struktur der Zellen oft verhüllt, so daß das Plasma feinfaserig erscheint und man erst beim näheren Studium die wirkliche Struktur derselben bemerken kann.

Außer der Umgebung des Kernes, wo das Plasma einen dünnen Ring aufweist, welcher feinfaserig ist, besitzt der Zellkörper eine grobwabige Struktur, vom feinfaserigen Ring geht diese in eine feinwabige mit vielen eosinophilen Feinfasern über, und dieser Teil bildet das »Gitterkörbchen« nach Bílek. Die Feinfasern begleiten die Stützfibrillen und strahlen

dann mit denselben in den Rest des Zellkörpers, den Überzug der Fibrillen bildend, aus. Feinfaseriges Plasma findet man also in den Scheiden der Fibrillen, sowie rund um den Kern. Das Plasma der Fortsätze des Zellkörpers erscheint meistens grobwabig, und zwischen den Waben verlaufen die Fibrillen mit feinfaserigen Überzügen.

Im Plasma findet man bei Anwendung der Osmiumsäure sich intensiv schwärzende Kugeln, die als Fett zu betrachten sind (Taf. XXIII Fig. 8 *kf*, Taf. XXIII Fig. 11, Taf. XXIV Fig. 14 *kf*). Die Fettkugeln finden sich sowohl in der Rinde (Taf. XXIV Fig. 14), wie in der Sarcachse (Fig. 14), im Zellkörper (Taf. XXIII Fig. 8) und in den Fortsätzen (Taf. XXIII Fig. 11); auch zwischen den Fasern der Muskelzellen sowie in der Subcuticula sind sie reichlich vorhanden. Sie fehlen dagegen im Innern des Zelleibes, sowie in den Oesophaguszellen. Ich halte sie nach ihrem Verhalten der Osmiumsäure gegenüber für Fettablagerungen.

Der Fibrillenapparat ist im Innern der Muskelzellen sehr stark entwickelt und zeigt eine ganz merkwürdige, ziemlich regelmäßige Anordnung. Die Fibrillen verlaufen in der Zelle auf die Weise, daß sie sich neben dem Kerne konzentrieren. Sie verlaufen entweder gerade neben dem Kerne und treten direkt in die Faserachse ein, oder sie verlaufen radiär, indem jede einzelne Fibrille neben dem Kerne umbiegt und in den Zelleib zurückkehrt. Auf diese Weise kann man zweierlei Fibrillen unterscheiden, einerseits solche, welche die Sarcachse und den Zellkörper durchsetzen, und anderseits solche, die nur im Zellkörper liegen und gar nicht in die Sarcachse eintreten. Die ersteren nenne ich die Hauptfibrillen, die andern Teilfibrillen. Die Hauptfibrillen verlaufen meistens am Rande des Zellkörpers und der Sarcachse. Sie besitzen Seitenverzweigungen und treten in die Fortsätze der Zellen. Sie haben meistens einen parallelen Verlauf. Die zweite Art der Fibrillen, die Teilfibrillen, biegen neben dem Kerne um und treten dann wieder in den Zellkörper zurück. Sie treten nicht in die Fortsätze, sondern sie liegen frei im Innern des Zellkörpers. Die Teilfibrillen verzweigen sich dichotomisch, scheinen sogar manchmal miteinander zu anastomosieren. Die Hauptfibrillen verlaufen in der Sarcachse parallel den Wänden derselben, und die, welche der Rindenschicht am nächsten liegen, geben zwischen den Leisten Abzweigungen, welche wieder mit den längsverlaufenden Fasern verbunden sind; auf diese Weise entsteht ein dichtes Netz in der Zwischensubstanz. Die Hauptfibrillen treten aus den Muskelzellen heraus (Taf. XXII Fig. 5 und Taf. XXI Fig. 6), dringen in die Subcuticula ein und durchsetzen dieselbe, entweder in einem direkten Lauf oder in einem mehr auf die Seite verschobenen, sie verzweigen sich in derselben (Taf. XXII Fig. 5) und enden entweder

nahe der Cuticula oder direkt an derselben, feinste Verzweigungen bildend.

Man kann in der Subcuticula verschiedene Arten von Fibrillen finden (Taf. XXII Fig. 5). Die untere Schicht, welche einen horizontalen Verlauf hat, steht in keiner Beziehung zu den Muskelzellen. Die besenartigen oder dendritischen Fibrillen, die man in der äußeren (oberen) Schicht der Subcuticula findet, das sind die feinsten Verzweigungen der Muskelfibrillen. Die mittlere Schicht der Subcuticula zeigt die Fibrillen, welche einen entweder geraden, von innen nach außen, oder einen mehr oder weniger schrägen, von links nach rechts, oder umgekehrten Verlauf besitzen. Diese Fibrillen sind Teile der Muskelfibrillen vor ihrer Verzweigung in die feinsten Äste.

Die Seitenfibrillen scheinen in der Sarcachse Fibrillen abzugeben, welche in das Innere des Bindegewebes eindringen. Dies konnte aber nicht einwandfrei festgestellt werden, und deshalb halte ich das für eine noch recht problematische Angabe. Zwischen den Hauptfibrillen konnte ich keine Anastomosen finden. Da aber die Verhältnisse dort recht schwer zu erforschen sind, erscheint mir die Existenz von solchen Verbindungen nicht ausgeschlossen, und man kann die Angaben von Goldschmidt nicht ohne weiteres bestreiten.

Die Fibrillen sind immer mit feinfaserigen, plasmatischen Hüllen versehen (Taf. XXII Fig. 1). Diesen Hüllen lagern sich sehr gern die Granulationen (Taf. XXIII Fig. 11) sowie das mit den Konservierungsflüssigkeiten zerstörte Plasma an, auf diese Weise die »Chromidien« Goldschmidts bildend.

Bevor ich zur Besprechung der Literatur übergehe, möchte ich noch einiges hinzufügen, auf welche Weise die Körpermuskelzellen mit der Subcuticula zusammengehalten werden. Einerseits werden sie durch die Stützfibrillen, anderseits durch das Bindegewebe zusammengehalten. Die Stützfibrillen, welche aus den Muskelzellen austreten, treten in die Subcuticula ein und bewerkstelligen dadurch ein festes Zusammenhalten beider Elemente. In dieser Funktion ist ihnen das fasergie Bindegewebe, welches sich zwischen der Subcuticula und den Muskeln in einer recht dünnen Lage befindet, anderseits das Bindegewebe, welches zwischen den Muskelfaserzellen vorhanden ist, behilflich. Das Bindegewebe ist einer recht schwankenden Ausbildung unterworfen; man findet solche Tiere, die viel Bindegewebe und solche, die nur spärlich ausgebildetes Bindegewebe besitzen.

Über den Kern findet man keine besonderen Angaben bei andern Autoren, und das, was ich gesehen habe, stimmt mit den Beobachtungen andrer Forscher vollständig überein. Ganz anders ist es beim Plasma.

Hier findet man Angaben, die sich meistens widersprechen oder wenigstens in ihren Einzelheiten nicht übereinstimmen. Was den Kern anbetrifft, so weiche ich von der Angabe K. C. Schneiders über die Nucleolenzahl ab. K. C. Schneider hat in den Muskelzellen nur einen Nucleolus gefunden.

Die Plasmastruktur habe ich immer wabig gefunden, nur einzelne Stellen in der Zelle zeigen ein Plasma von andrer Struktur. Faseriges Plasma begleitet die Stützfibrillen in einer dünnen Hülle. Faseriges Plasma findet sich auch um den Kern herum. Die Myofibrillen der Muskelleisten sind auch selbstverständlich faseriger Natur. Im Plasma sieht man eingelagerte Körner. Die Angaben von verschiedenen Autoren über das Plasma der Muskelzellen sind sehr widersprechend. Während K. C. Schneider (1902 S. 390) dem Muskelplasma eine hyaline Beschaffenheit mit eingelagerten Trophochondren zuschreibt, findet Bílek das Plasma »als eine gallertige, hyaline Substanz« sowohl während des Lebens, wie an konservierten Präparaten, wo dieses »völlig homogen« (1909 S. 628) erscheinen soll. Diesen zwei Behauptungen stehen mehrere Forscher, wie Apáthy, Bütschli, Goldschmidt, Hirschler gegenüber, die dem Plasma eine mehr oder weniger vakuoläre Struktur zuschreiben. Besonders wichtig sind in dieser Hinsicht die Befunde von Hirschler (1910 und 1912), welcher die alten Angaben einer strengen Kontrolle unterzogen und folgendes gefunden hat: »In den gewöhnlichen Körpermuskelzellen der ganzen mittleren Region weist das Protoplasma .... eine deutliche alveoläre Struktur auf.« »In der perinucleären Spongioplasmaansammlung finden wir zahlreiche kleinere Granula.« »Daneben finden wir hier auch größere Granula, die sich mit Osmiumsäure schwärzen.« In der Oesophagusgegend fand Hirschler: »Spindelmark und der größere Teil des Markbeutels ist aus feingranuliertem Plasma aufgebaut, nur am erweiterten Ende des Markbeutels finden wir eine ziemlich dünne Schicht des alveolären Plasmas« (1910). Er sieht das feinwabige Plasma in der Oesophagusgegend nur am Markbeutelende, während das andre feinkörnig sein kann. In der mittleren Körperregion sieht er dagegen das feinkörnige Plasma nur um den Kern herum, während der Rest des Plasmas wabig ist. Diese Darstellung von Hirschler kann man nicht ohne weiteres bestätigen, indem Plasma immer vakuoligen Bau hat, und nur die Zahl der Körnchen kann sich so vergrößern, daß man augenscheinlich andre Plasmastruktur erhält. Das Plasma ist immer, sowohl in den Zellen der vorderen, mittleren und hinteren Region wabiger Struktur. Hirschler selbst gibt schließlich zu: »obwohl bis jetzt von zweierlei Plasmaarten gesprochen wurde, muß hier hervorgehoben werden, daß eine deutliche

Grenze zwischen ihnen keineswegs besteht, im Gegenteil überall hängt das granulierte Plasma mit dem Spongioplasmanetz der alveolären Partie sehr innig durch zahlreiche Fortsätze und Brücken zusammen, so daß man gar nicht entscheiden kann, welche Fortsätze dem granulierten und welche dem Spongioplasmanetz angehören.« Die Granula, welche man in den Muskelzellen findet, sind nach K. C. Schneider als »Trophochondren« zu bezeichnen und als Glykogen zu betrachten.

Die großen mit Osmiumsäure sich intensiv schwärzenden Granulationen habe ich als Fett, nach ihrem Verhalten der Osmiumsäure gegenüber, bezeichnet. Sie finden sich ziemlich reich in allen Gegenden der Zelle. von Kemnitz fand das Fett bei *Ascaris lumbricoides* viel weniger entwickelt; in der kontraktilen Substanz konnte er die Granulationen im allgemeinen nicht nachweisen, nach ihm findet sich das Fett sehr spärlich in dem Markbeutel vor.

Das Fibrillensystem, welchem von einigen Autoren eine nervöse Rolle (Apáthy), von andern eine stützende (Goldschmidt) zugeschrieben wird, ist schon seit langem ein Objekt der Untersuchungen geworden, und was die anatomischen Befunde anbetrifft, so stimmen meine fast vollständig mit diesen von Goldschmidt überein, und ich verweise deshalb auf dessen Arbeit. Hirschlers Behauptung, es gibt in den Muskelzellen zweierlei Arten von Stützfibrillensystemen und zwar eines, in welchem die Fibrillen »der Peripherie« der Muskelbeutel und Muskelfortsätze parallel verlaufen und andre, welche Fibrillen in senkrechter Richtung besitzen, wodurch die »Leistungsfähigkeit des Stützapparates gegen Zug und Druck möglichst groß« gemacht wird, kann ich nicht bestätigen; mir bleibt nämlich das ganze zweite System vollständig unbekannt, und ich habe gar nichts von diesem an meinen Präparaten feststellen können.

An dieser Stelle will ich einige Kontroversen, die zwischen Bílek und Goldschmidt bestehen, besprechen und zwar vor allem das Auseinanderspalten der Fibrillen in der Nähe des Kernes, wie es Bílek in seiner Arbeit (1909) darstellt. Er glaubt nämlich, daß sich die Fibrillen in feinere Ästchen in der Nähe des Kernes aufspalten und auf diese Weise ein »Gitterkörbchen« bilden; dem muß man entschieden widersprechen. Die Fibrillen lösen sich gar nicht auf. Auch in der Nähe des Kernes verlaufen sie einzeln, ohne jede Gabelung. Alles das, was Bílek für ein »Gitterkörbchen« angibt, sind nichts andres wie die feinen Plasmafasern, welche immer die Fibrillen als Hülle begleiten, in der Nähe des Kernes sich etwas auflösen und auf diese Weise den Schein eines »Gitterkörbchens« bilden. Goldschmidt bemerkt (1910 S. 113) mit vollem Rechte, daß

Bílek die reinen Skelettfibrillen überhaupt nicht gesehen hat, sondern stets nur die plasmatischen Züge — er gebraucht selbst diesen Ausdruck —, die die Fibrillen enthalten. Man muß noch einmal betonen, daß das »Gitterkörbchen« Bíleks nicht durch das Auflösen der Fibrillen, sondern nur durch das Plasma selbst gebildet wird, welches hier eine feinwabige Struktur mit eingelagerten Chondren zeigt, wodurch dasselbe etwas dunkler erscheint und von dem andern Plasma ziemlich scharf absticht. Bíleks Ansicht über die Entstehung des »Gitterkörbchens« durch das Auflösen der Fibrillen steht auch Hirschler nahe, indem er (1909, S. 642) sagt: »nicht alle Stützfibrillen sich in der Umgebung des Kernes aufsplittern, wodurch das schöne Gitterkörbchen zustande kommt.« Hirschler gibt jedoch gleichzeitig an, daß man »zwischen dem Fibrillensystem und dem Spongioplasmanetz einen ziemlich innigen Zusammenhang annehmen« muß. Man muß glauben, daß auch Hirschler die Fibrillen nicht in dem vollständig isolierten Zustande gesehen hat, sondern nur die feinfaserigen Hüllen derselben, die doch so leicht ein Auflösen der Fibrillen in feinere vortäuschen können. Daß die Fibrillen aus der Muskelzelle in die Subcuticula übergehen, wurde oben bemerkt, und es erscheint mir sehr auffallend, warum Bílek diesen Austritt nicht gesehen hat. In dieser Hinsicht stimmen alle Autoren, wie Apáthy, Goldschmidt, Hirschler überein und da diese Autoren mit verschiedenen Methoden gearbeitet haben, halte ich die Behauptung von Bílek als vollständig widerlegt.

Ob die Natur der Muskelzellenfibrillen eine nervöse oder stützende ist, darauf kann ich keine sichere Antwort geben Ich halte es gar nicht für ausgeschlossen, daß den Stützfibrillen neben ihrer stützenden Rolle auch eine nervöse zukommt, angeblich ist die nervöse Natur nicht allen, sondern nur gewissen Fibrillen zuzuschreiben. Oben wurde schon bemerkt, daß man zweierlei Stützfibrillen unterscheiden kann, solche, die einen der Zellenperipherie parallelen Verlauf besitzen und welche neben dem Kerne durchlaufen, um in die Sarcachse der Faser einzudringen und dort einen Verlauf am Rande derselben zu haben, und andre, die ihren Beginn in der Mitte des Zellkörpers haben, nach dem Eindringen in die nächste Umgebung des Kernes umbiegen und aus dem »Gitterkörbchen« austretend in den Zellkörper zurückkehren. Die ersteren Fibrillen ziehen von der Subcuticula bis zum Nervenfortsatz, und ich glaube (ohne dies aber nachweisen zu können), daß diese Fibrillen mit den Nervenstämmen in Verbindung stehen, und deshalb wäre ihnen eine nervöse Rolle zuzuschreiben Die Fibrillen der zweiten Art besitzen ausschließlich eine stützende Rolle und haben nichts mit einer nervösen Funktion zu tun.

Es erscheint mir sehr möglich und höchst wahrscheinlich, daß in den Muskelzellen eine solche Vereinigung der Funktionen eingetreten ist, dadurch kann man solche Fibrillen unterscheiden, welche ausschließlich stützende Rolle haben, und solche, bei denen eine nervöse hinzugetreten ist. Diese Erklärung füllt eine große Lücke in unseren Ansichten aus, auf welche Weise die Muskelzellen bei *Ascaris* innerviert sind, oder besser gesagt, mit den nervösen Elementen in Verbindung stehen. Diese Frage wird dadurch beantwortet, daß man den Stützfibrillen der Zellen eine nervöse Natur zuschreibt.

Goldschmidt (1905) beschreibt die »Chromidien« in den Muskelzellen als Gebilde, die in der Form denen, die er in den Oesophaguszellen gefunden hat, entsprechen. Am schönsten sollen sie sich mit verdünntem Hämatoxylin färben, indem sie eine intensive blaue Farbe dabei annehmen. »Die Verlaufsrichtung der Chromidialstränge ist ziemlichen Schwankungen unterworfen, in der Umgebung des Kernes ist es immer eine etwas zirkuläre, so daß der Kern in ein Fremdkörbchen eingeschlossen erscheint.« In der Entfernung vom Kerne sollen die »Chromidien« einen Längsverlauf besitzen. Die »Chromidien« der Muskelzellen sind nach Goldschmidt im allgemeinen viel zarter wie im Oesophagus. Trotzdem aber »an dicken Fäden läßt sich . . . . die feine Vakuolisation erkennen.« In seiner späteren Arbeit vom Jahre 1910 zeichnet Goldschmidt auf Taf. VI Fig. 6 »Chromidien« in Form von dreieckigen Platten, welche stark vakuolisiert sind, sie stehen miteinander nur durch plasmatische Brücken in Verbindung. Diese »Chromidien« sollen nach Goldschmidt in Beziehung zum Kerne stehen, indem sie angeblich vom Kerne herausgestoßen werden sollen. Um das zu beweisen, gibt er eine Anzahl von Abbildungen, die einen »Austritt« der »Chromidien« aus dem Kerne vorstellen sollen.

Dieser Darstellung von Goldschmidt wandte sich zuerst Vejdovský entgegen, nachdem er keine »Chromidien« bei *Ascaris ensicaudata* fand: er sagt: »es ist zu bedauern, daß er gleichzeitig auch in die hier abgebildeten Muskelzellen mit dem Chromidialapparate auch die stützenden Fibrillen nicht mit hineingetragen hat. Obwohl er im weiteren den Beweis zu führen sucht, daß die Chromidialstränge ganz verschieden von den Stützfibrillen sind, so scheint mir doch die Identität beider Fibrillen viel wahrscheinlicher zu sein.« Vejdovský erscheint es sehr unwahrscheinlich, daß bei einer Art besondere »funktionelle Strukturen« zur Ausbildung kommen, während sie bei andern ganz fehlen oder nur durch einen Stützapparat ersetzt werden sollen. Schließlich kommt Vejdovský zu diesem Schlusse, daß es sich hier um »infolge der gewaltsamen Einwirkung

der angewandten Versuchsreagentien stark verletzte und zerrissene Fäden des »normalen« fädigen Gerüstapparates« (S. 89) handle. Diesen schweren Einwendungen von Vejdovský tritt Goldschmidt auf die Weise entgegen, daß er behauptet, daß seine Präparate nicht nur gut, sondern teilweise hervorragend fixiert sind; weiter glaubt er, daß das, was bei *Ascaris megalocephala* existiert, nicht notwendigerweise auch bei *Ascaris ensicaudata* vorhanden sein muß. Schließlich um das Verlangen Vejdovskýs nach einer Zeichnung zu erfüllen, gibt er auf S. 105 seiner Arbeit aus 1910 eine Zeichnung wieder, in der er sowohl die »Chromidien« wie auch die stützenden Fibrillen einzeichnet. Durch diese Beantwortung von Goldschmidt wäre die »Chromidienexistenz« gesichert worden, wenn nicht in späterer Zeit ein Schüler Vejdovskýs, und zwar Bílek, eine neue Folge von Einwänden erhoben hätte und dabei noch viel mehr Beweiskraft besitzende, indem er sich nicht mehr auf die Befunde in den Zellen der andern Ascaridenarten, sondern auf dieselben, mit welchen Goldschmidt experimentierte, und zwar *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* stützte. Bílek beschrieb in den Körpermuskelzellen einen Stützfibrillenapparat, dessen Verlauf er näher geschildert hat. Besonderes Gewicht legte er auf die Zersplitterung der Fibrillen, wodurch nach ihm das »Gitterkörbchen« zustande kommen soll. Die Stützfibrillen und das »Gitterkörbchen« verglich er bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides* mit dem, was Vejdovský bei *Ascaris ensicaudata* gesehen hat. Im zweiten Teile seiner Arbeit wendet sich Bílek sehr scharf gegen die Existenz der »Chromidien«. Er erhebt von neuem die Einwendungen von Vejdovský, indem er von Goldschmidt das Einzeichnen der Stützfibrillen neben den Chromidiensträngen verlangt. Weiter behauptet er: »so war ich nicht imstande trotz aller sorgfältigen Aufmerksamkeit bei der Durchmusterung aller meiner zahlreichen, nach verschiedenen Fixierungs- und Färbungsmethoden hergestellter Präparate in den Muskel-, Darm- und Oesophaguszellen der beiden großen Ascaridenarten den gewiß interessanten Chromidialapparat Goldschmidts zu ermitteln.« Bílek leugnet auch das Heraustreten der »Chromidien« aus dem Kern (bis auf einen Fall). Er glaubt, daß diese Zeichnungen Goldschmidts, die die »Chromidien« in der nächsten Nähe des Kernes zeigen, durch das Herausreißen der Chromatinpartikel beim Schneiden mit dem Mikrotom entstanden sind und daß Goldschmidt beim Zeichnen seiner Präparate das Drehen der Mikrometerschraube vernachlässigt hat. Nach Anwenden von Tetanisieren hat Bílek gefunden, daß »die sonst stets gespannten Stützfibrillen wurden nämlich durch die lang anhaltende Tetanisierung und nachfolgende Zerstückelung der Tiere fast bis zur Unkenntlichkeit zerrissen und in Form kürzerer oder längerer

Schlingen plötzlich zusammengezogen, worüber uns die Verdickungen an beiden Enden solcher Bruckstücke am deutlichsten unterrichten.« Bílek glaubt, daß Goldschmidt nur diese künstlich hervorgerufenen Produkte gesehen hat und abgebildet hat. Auf diese Weise glaubt Bílek, daß die tetanisierten Tiere in ihren Muskelzellen nur Kunstprodukte hatten. Gleichzeitig wendet er sich gegen die »Chromidien« bei den nicht tetanisierten Tieren, indem er behauptet, die Goldschmidtschen Präparate seien schlecht fixiert und gefärbt. Hauptsächlich soll der Grund der Fibrillenläsionen in einer schlechten Entwässerung der Präparate liegen.

Nach dem Zusammenstellen von so vielen Einwänden, die vielleicht nicht nur die Theorien, sondern auch die Beobachtungsfähigkeit Goldschmidts betreffen, behauptet Bílek zum Schlusse seiner Arbeit, daß »die von Goldschmidt beschriebenen Chromidialapparate in den betreffenden »lebhaft funktionierenden Gewebszellen« keine wirklichen »funktionellen Strukturen« darstellen, sondern nur infolge der verfehlten Konservierungsmethoden und ungenügenden Behandlungsweise der mikroskopischen Präparate hervorgerufen wurden und also als gröbste Artefakte anzusehen sind.«

Diese schweren Einwände beantwortete Goldschmidt in einem Nachtrag seiner Arbeit aus dem Jahre 1910, wo er die Güte seiner Präparate verteidigt und gleichzeitig den Vorwurf der schlechten Fixierung den Präparaten von Bílek macht, indem er hervorhebt, daß Bílek im allgemeinen keine eigentlichen Fibrillen, sondern nur die die Fibrillen begleitenden Plasmazüge gesehen habe. Auch die Güte der Bílekschen Präparate bezweifelt er aus dem Grunde, weil dieselben keinen Austritt der Stützfibrillen in die Subcuticula zeigen.

Bílek beantwortete diese Erwägungen Goldschmidts in einer ausführlichen Notiz, in welcher er neben seinen Zeichnungen auch die Goldschmidts oder die nach den Goldschmidtschen Präparaten gezeichneten abbildet. Er kommt wieder zu demselben Schlusse, daß es sich nur um Artefakte in den Goldschmidtschen Präparaten handle und bezweifelt im weiteren die Chromidienexistenz sowohl in den Muskeln, wie im Darm und in den Oesophaguszellen.

Hirschler (1910 und 1912), welcher viele neue Methoden der mikroskopischen Untersuchung beim Studium der »Chromidien« angewandt, die bis jetzt nicht gebraucht wurden, findet die »Chromidien« nur in den Oesophagusflächenzellen, in den Muskelzellen des männlichen Hinterendes, in Chylusdarmdilatatoren, Spicularetraktoren und Spiculaexsertoren, wo er sie auch im lebenden Tiere als stark lichtbrechende Gebilde gesehen hat. Er leugnet dagegen die Existenz derselben in den Muskeln und in

den Darmzellen, indem er die GOLDSCHMIDTschen »Chromidien« in den Muskelzellen der mittleren Körperregion für spongioplasmatische Ansammlungen hält. In den Mukelzellen hat er keine typischen, strangähnlichen »Chromidien« gefunden. Die »Chromidien« als Artefakte zu deuten, wie es VEJDOVSKÝ und BÍLEK tun, dem tritt HIRSCHLER energisch entgegen. Die HIRSCHLERsche Arbeit ist die letzte über diese Streitfrage. Ich werde unten von meiner Seite etwas beitragen, was wohl zur Klärung dieser Verhältnisse dienen kann. Man kann weder mit HIRSCHLER noch mit BÍLEK über die Entstehung der »Chromidien« in den Muskeln bei *Ascaris megalocephala* übereinstimmen. HIRSCHLER hält sie für spongioplasmatische Anhäufungen, BÍLEK dagegen findet in ihnen die zerrissenen Fibrillen infolge schlechter konservierender Behandlung oder der Einwirkung des Tetanisierens. HIRSCHLER hat an seinen Präparaten keine strangförmigen »Chromidien« gesehen. An meinen Präparaten sind auch keine von dieser Form zu finden; sehr oft dagegen habe ich Gebilde gefunden, die bestimmt ihre Entstehung dem verdanken, was BÍLEK behauptet. Außerdem fand ich ganz merkwürdige, von dem umgebenden Plasma stark abstechende Gebilde, welche meistens die Form, die GOLDSCHMIDT in seiner Fig. 6 auf Taf. VI der Arbeit aus dem Jahre 1910 gezeichnet hat, aufwiesen. Über diese Gebilde (Taf. XXIII Fig. 8) und die Entstehung derselben kann ich einiges mit Sicherheit sagen. Wie beim Besprechen des Plasmas bemerkt wurde, besitzt dieses eine alveoläre Struktur. Das Plasma bildet nämlich die Waben. Die Ansammlungen des Plasmas zwischen den Waben nehmen an Querschnitten sehr oft eine dreieckige Gestalt an, was vollständig der Abbildung GOLDSCHMIDTS entspricht. Ähnlich wie GOLDSCHMIDT habe ich das (besonders schön und deutlich an den Osmiumsäurepräparaten) gesehen, und in dieser Hinsicht verweise ich auf die Abbildung; zwischen den großen Plasmawaben findet man noch viel kleinere, und sie sind eben diejenigen kleineren Löcher, die in der GOLDSCHMIDTschen Abbildung zu sehen sind. In meiner Zeichnung sind diese kleinen Waben nicht zu sehen, da diese nach einem Präparat gezeichnet wurde. wo diese Waben nicht vorhanden waren. Man muß aber feststellen, daß man recht oft diese zweite Wabenart zu sehen bekommt. Auf diese Weise wäre die Form der zweiten Art der »Chromidien« gedeutet. Drittens sind noch mehr oder weniger perlschnurartige »Chromidien« zu deuten. Die »Chromidien«, die weder eine dreieckige noch strangförmige Gestalt besitzen, sondern eine lappige bis perlschnurartige (wobei man bemerken muß, daß die perlschnurartigen sehr selten zu finden sind) sind durch das Zusammenziehen des Plasmas und im speziellen der feinfaserigen Hüllen der Stützfibrillen entstanden. Kurz zusammenfassend

unterscheiden wir dreierlei »Chromidien« formen in den Muskelzellen: strangförmige, dreieckige und perlschnurartige. Die erstere Form verdankt ihre Entstehung den zerrissenen Fibrillen, die zweite den plasmatischen Anhäufungen zwischen den Waben und die dritte den Plasmaanhäufungen der faserigen Stützfibrillenhüllen. Auf diese Weise wäre die Entstehung der »Chromidien« in den Muskelzellen gedeutet, indem man vollständig geklärt hat, auf welchem Wege die einzelnen Formarten entstehen. Wie kommt es aber zum Färben mit Chromatinfarbstoffen? Diese Frage hat GOLDSCHMIDT selbst beantwortet, indem er feststellte, daß es doch viele und sogar ziemlich große Unterschiede in der Färbung des Kernchromatins und der »Chromidien« gibt. Z. B. färben sich die »Chromidien« mit Hämatoxylin R. HEIDENHAINS mehr stahlblau, die Kerne aber mehr graublau. Nach meinen Präparaten kann ich bemerken, daß das, was GOLDSCHMIDT als »Chromidien« bezeichnet, im färberischen Verhalten den Chromatinfarbstoffen gegenüber keine so große Affinität zeigt. Mit Hämatoxylin färben sie sich nicht so intensiv dunkel, wie die Chromatinteile des Kernes und wenn man die andre spezifisch plasmatische Färbung z. B. Eosin, anwendet, dann werden die Kernfarbstoffe fast vollständig verdrängt, so daß gewöhnlich die »Chromidien« einen nur etwas dunkleren Ton annehmen. Auch wenn man Plasmafarbstoffe allein anwendet, zeigen die »Chromidien« auch eine dunklere Farbe. Auf diese Weise kann man die Färbbarkeit der »Chromidien« dahin deuten, indem man annimmt, daß es sich hier um keine besondere Speicherung der Chromatinfarbstoffe, sondern im allgemeinen um stärkere Aufnahme aller Farbstoffe in die »Chromidien« handelt. Diese größere Speicherung erinnert uns sehr gut, wie die »Chromidien« entstehen. Sie sind nichts andres wie Ansammlungen von dichterem Plasma, und deshalb speichern sie im allgemeinen alle stärker, nicht nur chromatinophile Farbstoffe, an. Auf diesem Wege kann die stärkere Färbbarkeit der »Chromidien« erklärt werden.

Jetzt möchte ich die Abbildungen von GOLDSCHMIDT, die den »Austritt« der »Chromidien« aus dem Kerne betreffen, besprechen. GOLDSCHMIDT hat festgestellt und mit Abbildungen bewiesen, daß man bei *Ascaris megalocephala* Fälle kennt, wo die Chromatinpartikelchen aus dem Kerne austreten. Er glaubt auch, daß diese Chromatinpartikelchen in gewisser Beziehung zu seinen »Chromidien« stehen. Nachdem ich bewiesen habe, daß die »Chromidien« entweder den Stützfibrillen oder noch öfters den plasmatischen Ansammlungen ihren Ursprung verdanken, sollte ich eigentlich gar nicht diesen Chromatinaustritt berücksichtigen. Aber einige Worte muß ich dem doch widmen, da man die Tatsachen berücksichtigen muß.

Den Goldschmidtschen Austritt von Chromatin aus dem Kerne hat auch Bílek in einem Falle beobachtet. An meinen Präparaten habe ich das ziemlich oft gesehen und kann sogar eine Reihe von Abbildungen anführen (Taf. XXII Fig. 1, Taf. XXIII Fig. 7, 10), die uns einzelne Stadien dieses Prozesses erklären können. An diesen Abbildungen sieht man, daß nicht nur die Chromatinteile, sondern in einem Falle sogar ein Nucleolus aus dem Kerne heraustritt (Taf. XXII Fig. 1), man sieht, wie sich ein Teil der Kernmembran öffnet (Taf. XXII Fig. 1 und Taf. XXIII Fig. 7) und wie durch diese Lücke Chromatin, bei Fig. 1 der Nucleolus heraustritt. In der Fig. 1 sieht man eine Lücke in der Kernmembran, und durch diese tritt ein Nucleolus heraus, von zwei Chromatinteilchen begleitet. In Fig. 7 sieht man wieder eine Lücke, durch welche Chromatin austritt. Es liegen schon einzelne Partien desselben im Plasma, ziemlich weit vom Kerne entfernt. Taf. XXIII Fig. 10 zeigt, wie die Kernmembran sich geschlossen hat und der Chromatinteil im Plasma der Zelle liegt.

Zuerst, bevor wir zur näheren Besprechung dieser Verhältnisse übergehen, müssen wir im klaren sein, ob es sich hier nicht um künstliche Gebilde handelt. Bílek wendet Goldschmidt gegenüber ein, daß es sich hier um Kunstprodukte, welche durch das Ausreißen der Chromatinteile, eventuell des Nucleolus, beim Schneiden mit dem Mikrotom hervorgerufen wurden, handelt. Natürlich ist die Bemerkung Bíleks, daß es solche Fälle gebe, in welchen Chromatinteile an der Messerschneide festkleben und dann mitten im Plasma sich absetzen, eine vollständig richtige, und ich habe beim Durchsuchen meiner Präparate streng darauf geachtet, solche Kunstprodukte von den natürlichen zu scheiden. An meinen Schnitten habe ich mehrere solche Fälle beobachten können, wo die Chromatinteile mittels des Messers aus dem Kerninnern herausgerissen waren, gleichzeitig aber fand ich solche, die ich notwendigerweise für einen natürlichen Chromatinaustritt aus dem Kerne halten muß. Alle Fälle konnte ich natürlich nicht abbilden, nur die am meisten charakteristischen. Bei der Beurteilung, ob es sich um ein Kunstprodukt oder um etwas natürliches handelt, muß man zuerst die Lage der ausgestoßenen Chromatinpartikelchen in Betracht ziehen. Warum findet man meistens diese Chromatinpartikelchen gerade in der nächsten Umgebung des Kernes? Könnte man sie auch im Innern des Markbeutels, weit vom Kerne entfernt, nachweisen, dann wäre es ganz anders. Die Messerschneide kann wohl in der Nähe des Kernes, sowie weit von demselben die mitgerissenen Partien ablagern. Warum findet man sie an den Präparaten, an welchen ich natürliche Verhältnisse feststellen konnte, nur in der nächsten Nähe des Kernes? Die Lage der ausgestoßenen Partikelchen überzeugt uns,

daß man es mit einem natürlichen Vorgange zu tun hat. Die Lage allein kann aber das nicht unstrittig beweisen; sie wird jedoch durch einen zweiten Umstand in ihrer beweisenden Kraft bestätigt, und zwar findet man den zweiten Beweis, wenn man das Innere des Kernes, den Kerninhalt mit dem Plasma vergleicht. Wären die Kernchromatinpartikelchen mittels der Messerschneide herausgerissen und dann im Plasma abgelagert worden, dann möchte 1. der Zellinhalt die Lücken aufweisen, die, wenn man die Größe der Partikelchen in Betracht zieht, dementsprechend groß sein sollten und 2. müßte das Plasma in der nächsten Umgebung eine Spur der Zerquetschung oder im allgemeinen einer mechanischen Einwirkung zeigen. Das alles findet man nicht an diesen Präparaten, die ich für natürliche halte. Auch darauf muß ich aufmerksam machen, daß bei Untersuchungen dieser Präparate, die oben geschilderte Verhältnisse zeigen, ich immer sehr sorgfältig die vorhergehenden und nachfolgenden Schnitte beobachtete. Schließlich möchte ich hinzufügen, daß ich diese Chromatinaustritte nicht nur an den mit Sublimatgemischen konservierten Schnitten zu sehen bekam, sondern auch an solchen, die mit andern Mitteln fixiert wurden, wie z. B. mit Flemmingscher Lösung. Weiter muß der Vollständigkeit halber hinzugefügt werden, daß ich diese Präparate aus verschiedenen Exemplaren erhalten habe. Aus allen diesen Erwägungen pro und contra kann man die Verhältnisse nur als natürliche betrachten und die Möglichkeit eines Artefaktes vollständig ausschließen. Der Austritt von Chromatin aus dem Kerne, wurde nicht nur von mir, sondern auch von Goldschmidt sowie Bílek (welch letzterer seinen Präparaten in diesem Falle auch eine Vollkommenheit und Natürlichkeit zuspricht, indem er die Möglichkeit eines Kunstproduktes vollständig verschweigt) gesehen und man muß annehmen, daß bei Ascaridenarten ein Chromatineintritt eine natürliche Erscheinung ist. Welchen Vorgängen nach dem Austritt die Chromatinteilchen unterliegen, kann hier nicht beantwortet werden, man muß jedoch glauben, daß sie langsam zugrunde gehen, indem sie sich mit dem umgebenden Plasma vermischen und ihre Individualität, sowohl gestaltliche wie chemische, verlieren und mit dem Plasma auf das Innigste verbunden werden.

Was für eine Bedeutung dieser Vorgang besitzt, kann man heute nicht sagen, und erst ein weiteres, künftiges Studium, welches recht mühsam infolge der Seltenheit dieses Vorganges sein wird, kann uns vielleicht irgendwelche Erklärungen bringen. Jedenfalls können wir heute ohne weiteres feststellen, daß die Chromatinausstoßung in den Muskelzellen bei *Ascaris megalocephala* in keinem Zusammenhange mit den Gebilden, welche Goldschmidt als »Chromidien« bezeichnet und deren Abkunft

er falsch vom Kerne annimmt, steht; oben wurde die künstliche, streng plasmatische Natur dieser Gebilde bewiesen.

Ferner möchte ich noch einige Worte der Besprechung den »Plastosomen«, welche Romeis in dem Markbeutel der *Ascaris*-Zellen gefunden hat, widmen. Diese »Plastosomen«, die er als etwas von den Goldschmidtschen »Chromidien« Verschiedenes bezeichnet, möchte ich auf die schlechte Konservierung der wabigen Struktur des Plasmas zurückführen und die »Plastosomen« auf dieselbe Stufe stellen, wie einen Teil der Goldschmidtschen »Chromidien«. Da die Mitteilung von Romeis nur eine vorläufige ist und nachdem er bei seiner Zeichnung nicht die Konservierungsmethode und die Farbstoffe angibt, konnte ich seine Versuche keiner ganz genauen Kontrolle unterziehen, und meine Behauptung stützt sich auf diese Weise mehr auf die morphologische Ähnlichkeit mit den Gebilden in den Muskelzellen, die man bei *Ascaris megalocephala* nach schlechter Konservierung erhält. Deshalb ist diese meine Behauptung auf anderm Wege nicht unterstützt worden, und deshalb ist es auch nicht ausgeschlossen, daß sie eine falsche ist.

3. Muskelzellen des Hinterendes.

Über andere Muskelzellen des Hinterendes habe ich nicht viel zu berichten. Die Muskelzelle vor der Mündung der Spicula, welche Voltzenlogel beschreibt, konnte ich nicht feststellen. Was dagegen die H-förmige Zelle, welche schon ganz hinten liegt, betrifft, so besitzt sie einen ovalen Kern, welcher eine verschiedene Lage besitzen kann; jedoch meistens hat er eine horizontale Lage und liegt in dem Querbalken des Buchstabens H. Im Kern findet man einige Nucleolen. Das Plasma ist in ziemlich geringer Menge vorhanden; sonst ist die ganze Zelle von einer fibrillären Substanz erfüllt. Das sehr feinwabige Plasma besitzt in den Zwischenwaben eine grob granulierte Einlagerung. In dieser Zelle konnte ich keine »Chromidien« beobachten, und deshalb muß ich die Existenz derselben in dieser Art der Muskelzellen verneinen. Über die drei andern Zellen im Hinterende, welche durch ihre Größe auffallend sind, habe ich nichts besonderes zu bemerken. Sie bestehen aus der fibrillären Substanz, und so wie in andern Muskelzellen des Hinterendes findet man hier ein feinwabiges Plasma mit feinen Granulationen rund um den ovalen Kern. Bei beiden Geschlechtern sind keine »Chromidien« zu finden. In dieser Hinsicht muß ich auf die Differenzen, welche zwischen Goldschmidt und Hirschler einerseits und mir anderseits bestehen, hinweisen. Sowohl Goldschmidt wie Hirschler finden in den Muskelzellen des männlichen Hinterendes zwar nicht allzureichlich »Chromidien«, die Gold-

SCHMIDT in seiner Reihe, welche das Auftreten der »Chromidien« in einzelnen Körperzellen von *Ascaris megalocephala* charakterisieren soll, die Muskelzellen des männlichen Hinterendes an zweiter Stelle nach den Körpermuskelzellen, die bekanntlich nach den Untersuchungen von BÍLEK, HIRSCHLER und mir gar keine »Chromidien« enthalten, basiert. HIRSCHLER hat bestimmt die Granulationen, welche in diesen Zelle vorkommen, als »Chromidien« gedeutet, und auf diese Weise sind die Unterschiede zwischen mir und seinen Ergebnissen entstanden.

IV. Spicularapparat.

Spicula, Scheide und Muskeln.

Im männlichen Hinterende befindet sich ein Begattungsapparat, der sogenannte Spicularapparat. Der besteht aus zwei Spicula, welche eine feste Konsistenz besitzen. Was die Spicula selbst anbetrifft, so liegen sie an der dorsalen Seite des Tieres. Die Spicula sind in der ventralen Richtung leicht gekrümmt. Dieselben sind in einer Scheide verborgen, und zur Bewegung, Aus- und Einziehen, dient eine spezielle Muskulatur.

Die Scheiden, in welchen die Spicula liegen, sind große zylinderähnliche Taschen, die dorsal vom Enddarm und einer Partie des Chylusdarmes liegen. Sie öffnen sich in den Enddarm, so daß dadurch die Spiculateile in den letzteren hineinragen. Die Spiculascheiden sind Ausstülpungen des Enddarmes. Nach ihnen sind sie durch eine Cuticula ausgekleidet, der eine Subcuticula folgt. An der Bildung der Subcuticula nehmen mehrere Zellen teil. Diese Zellen sind langgestreckt, und die Grenzen zwischen ihnen sind sehr deutlich (Taf. XXV Fig. 28). Die Kerne sind bei diesen Zellen meistens oval, von ellipsoidischer Form. Das chromatische Gerüst der Kerne ist ein feinnetzartiges. Man sieht einen Nucleolus. Das Protoplasma der Zellen besitzt eine feinwabige Struktur und enthält sehr feine Granulationen. Das Plasma ist ein Sitz von zwei verschiedenen Gebilden und zwar der »Chromidien« (Taf. XXV Fig. 28, Taf. XXVI Fig. 29 und 35 *cr*), sowie des GOLGIschen Apparates (Taf. XXV Fig. 28 und 29, Taf. XXVI Fig. 35 *ga*). Die »Chromidien« sind in verschiedener Form ausgebildet. Entweder sind sie ovale, ellipsoidische oder mehr gestreckte, manchmal an die perlschnurartigen »Chromidien« der Oesophaguszellen erinnernde Gebilde. Die »Chromidien« von ersterer Form sind gewöhnlich in der ganzen Zelle zerstreut, dagegen die von letzterer nur an einer Stelle in der Zelle. Die letzteren »Chromidien« bilden gewöhnlich kleinere oder größere Ansammlungen, manchmal ringähnliche (Taf. XXV Fig. 28, Taf. XXVI Fig. 29 und 35). Was

das Vorkommen der »Chromidien« in der Subcuticula der Scheiden anbetrifft, so sind sie dort immer ausgebildet und fehlen niemals.

Der Golgische Apparat, welcher mittels Einwirkung der 2% Osmiumsäure hergestellt wurde, ist in verschiedener Form ausgebildet. Er findet sich in der ganzen Zelle zerstreut liegend vor. Die größte Ansammlung findet man neben dem Zellkerne. An diesem Orte ist der Apparat in Form von sehr feinen Fäden, welche sich miteinander verflechten und auf diese Weise für den Golgischen Apparat eine charakteristische Gestalt besitzen, ausgebildet (Fig. 28). Der Apparat, welcher nicht in der nächsten Umgebung des Kernes liegt, besitzt zweierlei Formen der Ausbildung. Entweder ist er in Form von verhältnismäßig zu den Strängen des Apparates in der Nähe des Kernes, dicken oder langen Strängen, welche oft eine wellenartige Form (Fig. 29) annehmen, vorhanden, viel häufiger dagegen kommt er in Form von runden, kugeligen Gebilden, welche zerstreut im Plasma liegen, vor.

Der Subcuticula der Scheide liegt eine Muskulatur an. Diese Muskulatur kann man entweder als Plicator der Scheide oder als Exsertor der Spicula bezeichnen, da dieselbe als ein Antagonist der Spicularretraktoren wirkt. Die Muskulatur besteht aus vier langen und breiten Zellen, welche sich im vorderen Teile in einzelne Äste teilen, und mit den Spicularretraktoren verflechten können. Im hinteren Teile des Körpers dagegen heften sich diese Zellen an die Wände des Enddarmes. Diese Muskelzellen zeigen in ihrem Bau eine große Ähnlichkeit mit den Körpermuskelzellen, indem der kontraktile Teil in Muskelkästchen angeordnet ist. Die Muskelfibrillen haben einen Längsverlauf. Das unkontraktile Plasma der Zelle hat einen feinwabigen Bau und befindet sich in der Mitte der Zelle. Es besitzt einen ziemlich großen Umfang, und man sieht meistens in der Zelle die einzelnen kontraktilen Teile durch einen dünnen Plasmazug voneinander getrennt (Taf. XXV Fig. 28 und Taf. XXVI Fig. 35). Nur an gewissen Stellen sieht man diese trennende Plasmaschicht nicht (Taf. XXVI Fig. 29). In dem unkontraktilen Teile der Zelle liegt der Kern, welcher eine ovale Form besitzt und einen oder mehrere Nucleolen zeigt (Taf. XXVI Fig. 31 *k*). Das feinwabige Plasma enthält »Chromidien«, welche sich mit Osmiumsäure ziemlich intensiv schwärzen.

Die Spicula bestehen aus einer äußeren Cuticula und einer innern körnigen Masse (Taf. XXVI Fig. 36). Die körnige Masse (wie man sie an den Querschnitten sieht) stammt von den Längsfasern, welche dicht nebeneinander liegen. Sie besitzen ovale Kerne (Taf. XXVI Fig. 36 *k*) mit mehreren kleinen Nucleolen. Um die Kerne herum liegt ein dunkleres Plasma, welches eine sehr dünne Schicht bildet. Das Plasma der ganzen

Zelle ist feinfaseriger Natur, wobei die Fasern einen Längsverlauf besitzen. In der nächsten Umgebung des Kernes findet man außerdem auch zirkuläre Fasern (Taf. XXVI Fig. 36), welche ungefähr parallel zu der Kernmembran verlaufen. Diese zirkulären Fasern füllen die ganze Partie der Zelle aus, jedoch nur in der Nähe des Kernes. An andern Zellstellen sind sie gar nicht zu finden. Das Plasma enthält nicht nur in der Nähe des Kernes, sondern überall im basalen Teile der Zelle sich intensiv färbende Brocken, welche für »Chromidien« zu halten sind (Taf. XXVI Fig. 36*cr*). Die Bewegung der Spicula wird durch die Plicatoren der Scheide (Exsertoren des Spiculums) und die Retractoren bewirkt. Die Retraktoren heften sich einerseits an die Basis der Spicula, anderseits an der dorsalen Wand der Seitenlinien, etwas nach vorn im Körper an. Jeder der Retractoren besteht aus zwei Zellen, welche sich nach hinten verästeln, und einzelne Äste verflechten sich mit dem Plicator. Sie inserieren an der Basis. Die beiden Zellen haben meist an den Querschnitten die Form eines vierblätterigen Kleeblattes. Am Rande ist ihre kontraktile Substanz in Form von Leisten angeordnet (Taf. XXVI Fig. 30). Die Leisten können entweder parallel sein oder nicht. Der letztere Fall kommt viel seltener vor. Das nicht kontraktile Plasma liegt in der Mitte. Es ist feinwabig und enthält sehr wenig »Chromidien«, die immer nur in Form von Kugeln vorkommen. Mit der 2% Osmiumsäure tingieren sie sich sehr schwach (Taf. XXVI Fig. 30 *cr*).

Der Spicularapparat wurde von VOLTZENLOGEL sehr genau untersucht, und ihm verdanken wir die genaue Kenntnis desselben. GOLDSCHMIDT hat gelegentlich seiner Untersuchungen über die »Chromidien« in dieser Zellengruppe auch den anatomischen Bau etwas berührt. Seine Befunde stimmen vollständig mit denen VOLTZENLOGELS überein. Wie aus oben Gesagtem hervorgeht, stimmen auch meine Beobachtungen mit den VOLTZENLOGELS meistens überein. Ich möchte nur auf einige kleine Differenzen, was insbesondere den feineren Bau der untersuchten Zellen anbetrifft, hinweisen. Im Spicularmark hat VOLTZENLOGEL keine konzentrische Faserung um den Kern beobachtet, die doch sehr deutlich ausgebildet ist.

Insofern meine anatomischen Ergebnisse über den Bau des Spicularapparates übereinstimmen, muß ich doch bemerken, daß der feinere Bau der Zelle, im besonderen die »Chromidien«frage und der GOLGIsche Apparat, von mir vollständig anders wie von den andern Autoren gefunden wurde. Die »Chromidien« hat GOLDSCHMIDT in den Exsertoren und Retractoren des Spiculums gefunden. Diese Angabe wurde von HIRSCHLER bestätigt. In den Exsertoren beschreibt GOLDSCHMIDT die »Chromidien« in Form

von Strängen von longitudinalem Verlauf, welche sich besonders reichlich in der nächsten Umgebung des Kernes vorfinden. Im allgemeinen sagt Goldschmidt, daß diese »Chromidien«, was die Form und Ausbildung anbelangt, meistens den »Chromidien« in den Körpermuskelzellen entsprechen. Auch sollen sie nach Goldschmidt eine Beziehung zur Kernmembran zeigen. Was die »Chromidien« der Exsertoren anbelangt, muß ich feststellen, daß sie keine Ähnlichkeit in der Form mit denen des Oesophagus haben. Sie liegen in diesen Zellen zerstreut, (nicht neben dem Kern), und zeigen gar keine Beziehung zur Kernmembran. Auch was die nucleäre Entstehung der »Chromidien« anbetrifft, muß ich einiges hinzufügen. Die Kerne weisen niemals grobe Chromatinkugeln, wie es Goldschmidt auf Taf. V Fig. 19 seiner Arbeit aus dem Jahre 1905 abbildet, auf. Im Gegenteil ist das Chromatin meistens nur in Form von feinen Körnchen ausgebildet, und deshalb halte ich das Präparat, nach welchem Goldschmidt seine Abbildungen zeichnete, für etwas künstliches, insbesondere, da man an diesem Präparat einen austretenden Chromatinteil sieht, was nach meinem Dafürhalten niemals stattfindet. Die Spicularetractoren haben nach Goldschmidt »Chromidien« in feiner fädiger Form. Sie sollen auch in der nächsten Umgebung des Kernes ausgebildet sein. Dementgegen habe ich gefunden, daß die »Chromidien« in dieser Art der Zellen von kugeliger Form sind. Sie färben sich sehr schwach mit den Färbemitteln. Irgendwelche Beziehung zum Kerne muß ich leugnen; von irgendwelchen »Chromidien«austritten, wie sie Goldschmidt beschreibt und abbildet, war niemals etwas zu sehen. Auch die Lage der »Chromidien« ist nicht nur auf die Umgebung des Kernes beschränkt. Die »Chromidien« sind in dieser Zellart ziemlich spärlich vorhanden.

Jetzt kommen wir zu den Spiculamarkzellen. In diesen Zellen habe ich »Chromidien« gefunden. Sie finden sich meistens zerstreut in der ganzen Zelle, nur in der vorderen Region scheinen sie zu fehlen. Die »Chromidien« waren bis jetzt in diesen Zellen nicht gesehen worden, und ich muß mich wirklich wundern, wie es eigentlich dazu gekommen ist. Die »Chromidien« sind sehr stark und deutlich ausgebildet, so daß die Existenz derselben keinem Zweifel unterliegt. Der Golgische Apparat wurde meines Wissens bis jetzt in der Subcuticula der Spicularscheide nicht gefunden. Die Existenz desselben unterliegt keinem Zweifel. Er ist immer ausgebildet. Man kann ihn mit 2% Osmiumsäure darstellen, und er tritt schon nach acht Tagen in den Präparaten deutlich hervor.

V. Kurze Zusammenfassung des Tatsachenmateriales über »Chromidien« und Golgischen Apparat.

1. »Chromidien« finden sich in den Flächenzellen des Oesophagus, in der Subcuticula und in den Drüsenzellen des Enddarmes, in den Chylusdarmdilatatoren, in den Spiculaexsertoren und den Spicularetractoren, sowie in den Spiculamarkzellen vor.

2. Keine »Chromidien« finden sich in den Mitteldarmzellen, Körpermuskelzellen, Schließmuskeln des Chylusdarmes und Muskelzellen des Hinterendes.

3. Es findet kein Austritt der »Chromidien« aus dem Kerne statt, und man kann auch keine Beziehung derselben zur Kernmembran feststellen.

4. Die Form der »Chromidien« ist eine mannigfaltige; in allen Zellarten überwiegt jedoch die Kugelform, sehr oft findet das Aneinanderreihen der einzelnen »Chromidien«kugeln zu den perlschnurartigen Gebilden statt.

5. Die Färbbarkeit der »Chromidien« zeigt eine gewisse Affinität zu den Chromatinfarbstoffen; jedoch sind zwischen der Färbbarkeit des Chromatins des Kernes und der »Chromidien« verhältnismäßig große Differenzen vorhanden, so daß man auf Grund der Färbbarkeit kein Urteil über eine Affinität des Kernchromatins und der »Chromidien« fallen lassen kann.

6. Bei Anwendung der Bendaschen Mitochondriennachweismethode färben sich die »Chromidien« vollständig den Mitochondrien ähnlich, indem sie sich intensiv tingieren und beim Ausziehen der Farbe am längsten die intensive violette Farbe behalten.

7. Die innere Struktur der »Chromidien« ist eine homogene und kompakte. Von einer Vakuolisierung ist bei »Chromidien« keiner Zellart die Rede.

8. In einigen von mir untersuchten Zellarten findet sich der Golgische Apparat, den man durch die Einwirkung der 2% Osmiumsäure darstellen kann, vor. Er findet sich in den Mitteldarmzellen (?) in Form von Kugeln um den Kern herum und in den Subcuticulazellen der Spiculascheide in Form von feinen oder groben Strängen und Kugeln in der ganzen Zelle ausgebildet.

9. Der Golgische Apparat findet sich in den Subcuticulazellen der Spiculumscheide neben den »Chromidien«.

C. Theoretischer Teil.

Wie in der Einleitung gesagt wurde, ist die Frage der »Chromidien« noch nicht gelöst. Es sind noch viele Probleme in dieser Hinsicht offen. Das eine Problem der Existenz dieser Gebilde in den Zellen von *Ascaris megalocephala* konnte geklärt werden, indem festgestellt wurde, in welchen Zellen die »Chromidien« vorhanden sind, weiter, welche Formen der Ausbildung sie besitzen.

Die zweite Frage, ob die »Chromidien« bei *Ascaris megalocephala* aus dem Kerne stammen, konnte ich mit negativem Resultate beantworten; die »Chromidien« stehen in keinem Zusammenhange mit dem Kerne. Sie sind vollständig von demselben in ihrer Herkunft unabhängig. Goldschmidt hat in seinen ersten Arbeiten den direkten Austritt der »Chromidien« aus dem Keine zu beweisen geglaubt. Diese Behauptung wurde jedoch von einer großen Zahl von Autoren bestritten. Deshalb gibt Goldschmidt in seiner späteren Arbeit zu, daß es sich vielleicht um keinen direkten Austritt der »Chromidien«, den man im Mikroskope an fixierten Präparaten sehen kann, handle, sondern, daß der Austritt ein osmotischer Vorgang sei. Daß die »Chromidien« nicht direkt aus dem Kerne austreten, das habe ich im beschreibenden Teile dieser Arbeit bewiesen. Die Löcher in den Kernmembranen der Muskelzellen, so wie es Goldschmidt beschreibt, habe ich zwar ähnlich wie er gesehen, stelle aber trotzdem die Öffnungen in den Kernmembranen in keine Beziehung zur Bildung der »Chromidien«, indem dieselben nur in einer Art der Zellen gesehen wurden, und zwar in den Muskelzellen, wo sich doch keine »Chromidien« vorfinden. Was sind dann diese Lücken? Kunstgebilde sind es keine, wie im beschreibenden Teile bewiesen wurde. Man muß annehmen, daß es sich vielleicht um eine pathologische Erscheinung handelt, die jedoch bis jetzt immer noch ein Rätsel bleibt. In andern Zellen des *Ascaris*-Leibes habe ich gar keine Membranlücken und keinen direkten Austritt gesehen. Ein einziger Fall ist hier aus dem Oesophagus bekannt (Taf. XXIII Fig. 21). Diesen Fall muß ich auf Grund meiner Beobachtungen für ein Kunstprodukt halten. Dieser Teil des Kerninhaltes ist ganz deutlich durch die Wirkung des Messers herausgerissen worden und wurde dann an anderer Stelle im Plasma abgelagert. Es war keine Lücke in der Kernmembran zu sehen. Anzunehmen, daß dieser Chromatinteil sich in der nächsten Umgebung des Kernes auf osmotischem Wege gebildet hat, erscheint mir ganz und gar unbeweisbar. Mit diesen Bemerkungen möchte ich also die negative Antwort der Frage: »stammen die ‚Chromidien‘ aus dem Kerne«? abschließen.

Was sind eigentlich die »Chromidien«? Die Ansichten der Autoren sind in dieser Frage sehr verschieden. Um sie besprechen zu können, muß ich etwas genauer auf das eingehen, was GOLDSCHMIDT und die andern Autoren mit dem Namen »Chromidien« bezeichnen.

GOLDSCHMIDT sah als erster die »Chromidien« in den Zellen des *Ascaris*-Leibes. Er beschrieb dieselben, belegte sie mit diesem Namen und glaubte, daß sich diese Gebilde in allen Metazoenzellen, die einer stärkeren Tätigkeit unterliegen, vorfinden. Zu den »Chromidien« in den Zellen der andern Metazoen hat er alles, was nur neben dem Kerne in der Zelle vorkommt, gerechnet. Die Basalfäden der Drüsenzellen, die Mitochondrien, die Pseudochromosomen, die Zentrophormien, den Dotterkern, den Netzapparat von GOLGI, die Chromatinkörper in den Eiern von *Dytiscus marginalis*, die NISSLschen Körper, das sind diese Gebilde, welche GOLDSCHMIDT mit den »Chromidien« homologisiert. Auf die Unterschiede in ihrer äußeren Form geht er gar nicht ein und bemerkt nur, daß alle diese Gebilde in den Zellen beschrieben wurden, die einer starken Funktion unterliegen. Auf Grund dieser Homologisierung glaubt er behaupten zu können, daß jede Metazoenzelle doppelkernig ist, indem sie einen somatischen und einen propagatorischen Kern enthalten soll. Die beiden Kerne können entweder in einem Amphinucleus vereinigt sein, oder sie sind geschieden. Bei dem zweiten Fall nimmt GOLDSCHMIDT gewisse Unterschiede an. Es können vorwiegend propagatorische Kerne mit somatischen Merkmalen vorkommen. Dieser Fall, wo der Amphinucleus in einen propagatorischen Kern mit somatischen Merkmalen (diese Art des Kernes ist nach GOLDSCHMIDT das, was man gewöhnlich Zellkern nennt) und den somatischen Kern (den Chromidialapparat) geschieden ist, soll am häufigsten vorkommen. Die vollständige Trennung ist sehr selten. In verschiedenen Zellen ist die Trennung verschieden. »Eine nahezu vollständige Trennung kann in Ganglien- und Muskelzellen verwirklicht sein. Der somatische Kern liegt als Chromidialapparat im Plasma, steht aber in engster Verbindung mit dem vorwiegend propagatorischen Kern, von dem aus er immer neu ersetzt wird« (1905 S. 112).

POPOFF (1906) hat die Homologisierung von GOLDSCHMIDT noch erweitert, indem er zu den »Chromidien« den »Idiozomrest« der Samenzelle zugestellt hat. Die »Chromidien«ausstoßung soll nach ihm das Gleichgewicht zwischen Plasma und Kern erhalten (Kernplasmarelation).

Viele Schüler von GOLDSCHMIDT haben versucht, den Ursprung der »Chromidien« aus dem Kerne in den Geschlechtszellen verschiedener Tiere nachzuweisen. Eine nähere Besprechung dieser Versuche findet man im Referate von DUESBERG (1911). Sehr viele Autoren haben die »Chro-

midien« in den Somazellen andrer Tiere beschrieben. Von diesen Arbeiten interessiert uns am meisten die von Ehrlich über den Chromidialapparat der Mitteldarmzellen von *Ascaris lumbricoides*. Er hat keine direkte Ausstoßung der »Chromidien« aus dem Kerne beobachtet. Sehr viele Autoren halten die »Chromidien« für Gebilde, welche keinen Ursprung vom Kerne besitzen. Von diesen Autoren interessiert uns am meisten Hirschler, der folgendes auf Grund seiner Beobachtung bei *Ascaris megalocephala* äußert: »Wir können somit diese Gebilde keineswegs als »Chromidien«, sondern nur als plasmatische Gebilde auffassen, die zu dem Kern in keiner genetischen Beziehung stehen und sich auch tinktoriell anders verhalten. Meiner Ansicht nach trifft die Chromidientheorie und somit auch die Doppelkernigkeitstheorie bezüglich des zytologischen Baues der Ascaridenzellen nicht zu.« »Die genannten Stränge, die ich als Sarkokonten bezeichne, sind transitorische inkonstante Gebilde, die einer totalen Degeneration verfallen und sich wahrscheinlich aus dem Plasma entwickeln können.«

Von Kemnitz glaubt festzustellen, man habe bei den *Ascaris*-»Chromidien« mit Produkten des Stoffwechsels des Glykogens zu tun. Wie wir sehen, sind die »Chromidien« bei Ascariden sehr verschieden gedeutet worden. Die Goldschmidtschen Ansichten kann man gar nicht bestätigen, ein Teil derselben, der spezielle, den Chromidienaustritt aus dem Kerne betreffend, wurde schon an andrer Stelle dieser Arbeit widerlegt. Jetzt möchte ich einiges hinzufügen, was seine Verallgemeinerungen betrifft. Er zieht nämlich verschiedene Bildungen unter der Bezeichnung »Chromidien« zusammen. Darunter findet sich auch der Golgische Apparat. Den Golgischen Apparat habe ich in zwei Arten von Zellen bei *Ascaris megalocephala* mittels der 2% Osmiumsäure und zwar in den Mitteldarmzellen (?) und den Subcuticulazellen der Spiculumscheide gesehen. In den Darmzellen findet sich der Golgische Apparat allein ohne »Chromidien« vor. Hier dürfte man also annehmen, daß der Golgische Apparat die Stelle der »Chromidien« einnimmt. Dieser Ansicht widerspricht jedoch der andre Befund in der Subcuticula der Spiculumscheide, wo der Apparat neben den »Chromidien« sich findet. Damit glaube ich beweisen zu können, daß der Golgische Apparat etwas ganz andres ist wie die »Chromidien«. In eine Diskussion, ob der Golgische Apparat in allen andern Zellen dem Golgischen Apparat der Nervenzellen entspricht, will ich hier nicht eingehen, ebenso wie ich mich hier mit der Frage, ob alle diese Gebilde in andern Körperzellen dem Golgischen Apparate homologe Gebilde oder, wie Duesberg will, nur »ein Resultat der Imprägnierung sehr verschiedener Gebilde« sind, nicht befassen werde.

Auf eines will ich aufmerksam machen, daß sehr viele Autoren meiner Meinung sind. Zwischen dem Golgischen Apparat und den »Chromidien« sind keine Beziehungen, und beide Gebilde stehen vollständig getrennt voneinander. Die Frage, ob die »Chromidien« nur in den Zellen, welche einer starken Funktion unterliegen, vorkommen, muß ich nach meinen Untersuchungen bei *Ascaris megalocephala* verneinend beantworten. Sowohl die Darm- wie die Körpermuskelzellen sind doch Zellen, die in großer Funktion begriffen sind, und trotzdem enthalten sie keine »Chromidien«. In andern Zellen, in welchen im allgemeinen die »Chromidien« vorkommen, konnte ich niemals das Fehlen derselben feststellen. Wenn irgendwelche Art der Zellen »Chromidien«enthält, dann sind sie immer zu finden. Nach verschiedenen Autoren sollen die »Chromidien« vollständig in einer Zelle zugrunde gehen und dann wiederum aus dem Kerne (Goldschmidt) oder aus dem Plasma (Hirschler) von neuem entstehen. Ich glaube, daß die Beweise, welche für das Werden und Vergehen der »Chromidien« in den Zellen die oben genannten Autoren anführen, (kontinuierliche Reihen, was die Form und Größe der »Chromidien« in einer Zelle anbetrifft), nicht zu erhalten sind, indem doch diese Reihen ganz künstliche und zufällige sein können.

Was sind dann die »Chromidien« bei *Ascaris megalocephala?* Meiner Ansicht nach sind die »Chromidien« nichts andres wie Gebilde, welche auf Grund irgendwelcher uns nicht näher bekannten Umformungen die Abstammungsprodukte der Mitochondrien bilden. Zu diesem Schlusse führen mich zwei Gründe: 1. die Form, 2. die Färbbarkeit. Als Grundform des »Chromidiums« bei *Ascaris megalocephala* können wir eine mitochondrienähnliche annehmen. Die »Chromidien« haben in allen Zellarten des Körpers immer eine kugelige oder eine mehr oder weniger verlängerte Gestalt. Das entspricht wohl der mitochondrischen (chondrokontialen usw.) Form, natürlich in stark veränderter Gestalt, welche angeblich ein Produkt einer uns nicht näher bekannten Umformung darstellt. Aus ihrem Verhalten in der Zelle sind die »Chromidien« den Mitochondrien verwandt. Die einen sowie die andern reihen sich sehr gern aneinander. Die perlschnurartigen »Chromidien« in allen Zellen bilden ein sehr schönes Homologon für dieses Verhalten der Mitochondrien.

Den zweiten Beweis für die Verwandtschaft zwischen den »Chromidien« und Mitochondrien (Chondromiten, Chondrokontien usw.) sehe ich in der Färbbarkeit. Nach der Bendaschen Mitochondriennachweismethode färben sie sich intensiv dunkelviolett, und beim Differenzieren behalten sie am längsten diese Farbe. Dieses Verhalten spricht ganz deutlich und klar dafür, daß wir es mit den Plastosomen zu tun haben.

Noch einen Beweis kann man anführen, daß die »Chromidien« bei *Ascaris megalocephala* die Gebilde, welche umgeformte Mitochondrien sind, darstellen. In den Geschlechtsprodukten von *Ascaris* finden wir sowohl den Golgischen Apparat wie auch Mitochondrien. Welchen Umformungen unterliegen die Mitochondrien? Ein Teil derselben nimmt wahrscheinlich an dem Aufbau der funktionellen Strukturen z. B. der Stützfibrillen usw. teil, ein Teil derselben bleibt jedoch unverbraucht, er unterliegt gewissen Umformungen und bleibt dann in der Zelle in Form von »Chromidien« erhalten. Weshalb finden wir in den Muskelzellen keine »Chromidien«, ähnlich wie in den Darmzellen? Daß die Stützfibrillen in diesen Zellen eine große Verwandtschaft mit den Mitochondrien usw. zeigen, beweisen außer meinen auch die Untersuchungen von Duesberg (1911). Dieser Autor spricht in seiner Arbeit ganz ausdrücklich: »In den Zellen des Mitteldarmes färbt man elektiv mit der Bendaschen Methode keine Brocken, welche mit den von Goldschmidt in Fig. 32 seiner Arbeit (1905) dargestellten vergleichbar wären, sondern ein System von Fibrillen, welche die Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung durchziehen« (S. 904). Auch die Stützfasern im Oesophagus zeigen in der Färbung nach Benda ähnliche Verhältnisse, nur daß hier neben den Stützfibrillen auch die »Chromidien« gefärbt werden«.

Zum Schlusse möchte ich auf die Benennung der »Chromidien« zurückkommen. Den Namen »Chromidien« haben diese Gebilde der Analogie wegen mit Strukturen in der Protozoenzelle erhalten. Diesen Namen verwirft jedoch Hirschler aus dem ganz richtigen Grunde, daß es sich weder um die Homologie noch Analogie mit den Verhältnissen in der Protozoenzelle handelt. Er benennt sie »Sarcokonten«. Dieser Bezeichnung tritt wieder Duesberg entgegen, da sie nach ihm zu nahe dem Ausdrucke »Sarcosom« liegt. Ich glaube mit Duesberg, daß man die Hirschlersche Benennung nicht annehmen kann. Da diese Gebilde jedoch eine Bezeichnung haben müssen, benenne ich die »Chromidien«, natürlich nur in den Ascaridenzellen, »Ascaridochondrien«. Ich benenne sie deshalb so, weil diese Gebilde vielleicht sui generis sind und nur in der Ascaridenzelle vorkommen. Deswegen habe ich den ersten Teil des Namens gebildet. Der zweite Teil des Namens ist gebildet um die Verwandtschaft zwischen diesen Gebilden und den Mitochondrien anzudeuten.

D. Literatur.

1. Apáthy, St. Über die Muskelfasern von Ascaris usw. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. X. 1893.
2. —— Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.
3. —— Das leitende Element des Nervensystems usw. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1897.
4. Benda, C. Die Mitochondrienfärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellensubstanz. Verh. d. anat. Ges. in Jena. 1904.
5. —— Die Mitochondria. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XII. 1902.
6. Best, F. Über die Karminfärbung des Glykogens und der Kerne. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. XII. 1905.
7. Bílek, Fr. Über die fibrillären Strukturen in den Muskel- und in den Darmzellen der Ascariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.
8. —— Noch ein Wort über die fibrillären Strukturen in den Darmzellen der Ascariden. Anat. Anz. Bd. XXXVI. 1910.
9. —— Die Muskelzellen der großen Ascarisarten. Anat. Anz. Bd. XXXVII. 1910.
10. Bütschli, O. Über den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von Ascaris. Festschr. f. Leuckart. 1892.
11. Cappe de Baillon, P. Etude sur les fibres musculaires d'Ascaris. La cellule. Bd. XXVII. I. Teil. 1911.
12. Dobell, C. C. Chromidian and the Binuclearity Hypotheses. Journ. of micr. Science. Bd. XXXV. 1908.
13. Duesberg, J. Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXI. 1907—08.
14. —— Plastosomen, Apparato reticolare interno und Chromidialapparat. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XX. 1911.
15. Ehrlich, R. Die physiologische Degeneration der Epithelzellen des Ascarisdarmes. Arch. f. Zellf. Bd. III. 1909.
16. Gilson, G. und Pantel, J. Sur quelques cellules musculaires de l'Ascaris. Anat. Anz. Bd. IX. 1894.
17. Goldschmidt, R. Histologische Untersuchungen an Nematoden. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. XVIII. 1903.
18. —— Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Biol. Zentralbl. Bd. XXIV. 1904.
19. —— Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. Bd. XXI (Anat.). 1905.
20. —— Das Skelet der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzellen. Arch. f. Zellf. Bd. IV. 1910.
21. Hertwig, R. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanz. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München. 1907.
22. Hirschler, J. Cytologische Untersuchungen an Ascariszellen. Bull. intern. de l'Acad. d. Science de Cracovie. 1910.

23. —— Über einige strittige Fragen der Ascaridencytologie. Verh. d. VIII. intern. Zool.-Kongr. in Graz. 1912.
24. Hirschler, J. Über die Plasmastrukturen in den Geschlechtszellen der Ascariden. Arch. f. Zellf. Bd. IX. 1913.
25. —— Über die Plasmakomponenten der weiblichen Geschlechtszellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIX. 1917.
26. v. Kemnitz, G. Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellf. Bd. VII. 1912.
27. Kulmatycki, W. Einige Bemerkungen über den Bau des Oesophagus sowie dessen Funktion bei Ascaris megalocephala. Anat. Anz. Bd. LI. 1918.
28. Leuckart, R. Die Parasiten des Menschen. 1873—76.
29. Loos, A. Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden. Centralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskr. Bd. XIX. 1896.
30. Martini. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.
31. Meves, Fr. Die Chondriosomen als Träger erblicher usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXII. 1908.
32. —— Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910.
33. —— Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910.
34. —— Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXV. 1914.
35. Meves und Duesberg. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Arch. f. Anat. Bd. LXXXI. 1907.
36. Popoff. Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen. Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.
37. Quack, M. Über den feineren Bau der Mitteldarmzellen einiger Nematoden. Arch. f. Zellf. Bd. XI. 1913.
38. Retzius, G. Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXVI. 1914.
39. Rohde, E. Muskel und Nerv. I. Ascaris. Zool. Beitr. Bd. III. 1892.
40. —— Untersuchungen über den Bau der Zelle. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV. 1903. Bd. LXXVI. 1904.
41. Romeis. Über Plastosomen und andere Zellstrukturen im Uterus, Darm und Muskelzellen von Ascaris megalocephala. Anat. Anz. Bd. XLIV. 1905.
42. Růžička, V. Struktur und Plasma. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XVI. 1906.
43. Schaxel, J. Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anz. Bd. XXXIX. 1911.
44. Schneider, A. Monographie der Nematoden. Berlin 1866.
45. Schneider, K. C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
46. —— Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908.
47. Schreiner. Zur Kenntnis der Zellgranula. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIX. 1917.
48. Vejdovský, Fr. Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Abh. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. 1907.

49. Voltzenlogel, E. Untersuchungen über anatomischen und histologischen Bau des Hinterendes von Ascaris megalocephala. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. XVI. 1902.

50. Wassilleff. Die Spermatogenese von Blatta germanica. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXX. 1907.

51. Weigl, R. Vergleichend-cytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat usw. Bull. de l'Acad. d. Science Cracovie. 1912.

52. Weinland, E. Über Kohlenhydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris. Zeitschr. f. Biol. Bd. XLII. 1902.

E. Erklärung der Zeichnungen.

b, Ballen in den Darmzellen (»Trophochonder« K. C. Schneiders);
bf, basale Fibrillen in den Darmzellen;
c, Cuticula;
cr, Chromidien;
dr, Drüsenzelle;
dg, distale Lamelle;
eo, eosinophile Granula;
fz, Fasern um den Kern (in den Ösophaguszellen);
ff, feinfädige Plasmaschicht um den Kern der Muskelzelle;
g, Kittsubstanz der Muskelzelle;
ga, Golgischer Apparat;
gm, gefensterte Membranen;
k, Kern;
kf, Fettkugel;
m, Muskelleiste;
n, nutritorische Zone (Kappe) der Darmzellen.
s, »Chromidien« Goldschmidts in den Muskelzellen;
sk, Sphaerokristalle;
st, Stäbchen der Darmzelle.

F. Verzeichnis der Abbildungen.

Tafel XXII.

Fig. 1. Muskelzelle aus der mittleren Region. Bendasche Mitochondrienfärbung. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 2. Muskelzelle aus der mittleren Körperregion. Sublimat-Eisessig. Delafieldsches Hämatoxylin und Eosin. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 3. Kern einer Muskelzelle aus der mittleren Körperregion. Carnoy-R. Heidenhainsches Hämatoxylin. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 4. Kern einer Muskelzelle aus der mittleren Körperregion. Carnoy-R. Heidenhainsches Hämatoxylin. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 5. Ein Teil einer Muskelzelle, sowie angrenzende Subcuticula und Cuticula. Hermannsche Mischung, 21 Tage. Oc. 3, Ölimm. $^1/_{12}$.

Tafel XXIII.

Fig. 6. Ein Teil einer Muskelzelle sowie angrenzende Cuticula. 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 7. Kern einer Muskelzelle aus der mittleren Körperregion, mit dem angrenzenden Plasma. Sublimat-Alkohol. Delafieldsches Hämatoxylin. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 8. Teil einer Muskelzelle aus der mittleren Körperregion. 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 9. Muskelzelle aus der mittleren Körperregion. Sublimat-Eisessig. R. Heidenhainsches Hämatoxylin. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 10. Der Kern einer Muskelzelle aus der mittleren Körperregion. Sublimat-Eisessig. Delafieldsches Hämatoxylin-Eosin. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 11. Der Fortsatz einer Muskelzelle. 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 3, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 12. Ein Teil des Mitteldarmes. Bendasche Mitochondrienfärbung. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 13. Muskelzelle aus der mittleren Körperregion. Sublimat-Eisessig. Ehrlichsches Hämatoxylin. Oc. 4, Obj. 7, Tubusl. 155.

Tafel XXIV.

Fig. 14. Ein Teil einer Muskelspindel. 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 15. Eine Partie aus dem Mitteldarm. Bendasche Mitochondrienfärbung. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 16. Eine Partie aus dem Mitteldarm. 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 0, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 17. Eine Partie aus dem Mitteldarm. Bendasche Mitochondrienfärbung. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 18. Eine Partie aus dem Oesophagus mit der inneren cuticularen Auskleidung. Pikrin-Sublimat nach Rabl. R. Heidenhainsches Hämatoxylin. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 19. Eine Partie aus dem Mitteldarm (ein Längsschnitt). 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 20. »Chromidien« in Oesophagusflächenzellen. 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 21. Der Kern einer Oesophaguszelle. Sublimat-Alkohol. Apathys Hämatein I A. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 22. Eine Partie des Mitteldarmes. 2% Osmiumsäure, 8 Tage. Oc. 0, Ölimm.

Tafel XXV.

Fig. 23. Die Kantenzellen des Oesophagus in der hinteren Region desselben. Bendasche Flüssigkeit-Eisenhämatoxylin. Oc. 2, Obj. 5.

Fig. 24. Eine Flächenzelle aus dem Oesophagus. Carnoy. Eisenhämatoxylin. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 25. Der Kern einer Flächenzelle aus dem Oesophagus mit dem umgebenden Plasma. Pikrin-Sublimat nach Rabl, R. Heidenhainsches Hämatoxylin. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 26. Eine Partie aus der Flächenzelle des Oesophagus. Sublimat-Alkohol. Apathys Hämatein I A. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 27. Drüsenzellen mit dem anschließenden Plasma der Flächenzelle im Oesophagus. BENDAsche Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 28. Plicator und Subcuticula der Spiculumscheide. 2% Osmiumsäure, 14 Tage. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Tafel XXVI.

Fig. 29. Spiculascheide. 2% Osmiumsäure, 14 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 30. Retractor des Spiculums. 2% Osmiumsäure, 14 Tage. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 31. Plicator der Spiculumscheide. 2% Osmiumsäure, 14 Tage. Oc. 4, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 32. Dilatator des Chylusdarmes. 2% Osmiumsäure, 14 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 33. Eine Drüsenzelle des Enddarmes. BENDAsche Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 34. Enddarmsubcuticula. ♀. 2% Osmiumsäure, 5 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 35. Spiculumscheide. 2% Osmiumsäure, 14 Tage. Oc. 2, Ölimm. $^1/_{12}$.

Fig. 36. Parenchymzellen des Spiculums. 2% Osmiumsäure, 10 Tage. Oc. 0. Ölimm. $^1/_{12}$.

Referate.

HOGBEN, L. T. Studies on synapsis. I. Oogenesis in the *Hymenoptera*. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 91, p. 268—293, with 6 plates (60 fig.).

Während die Spermatogenese der Hymenopteren sowie Eireifung und frühe Furchung vielfach untersucht worden sind, fehlen bisher genaue zytologische Untersuchungen der Ovogenese fast völlig. Wenn auch die Hymenopteren für derartige Studien recht ungünstige Objekte sind, so bieten doch die Fortpflanzungsverhältnisse gerade in dieser Gruppe so viel des Interessanten, daß die Ungunst des Materials mit in den Kauf genommen werden muß. Besonders erwünscht sind vergleichende Untersuchungen über den Verlauf der synaptischen Phänomene und des Reifungsprozesses in parthenogenetischen »Männchen-« und »Weibcheneiern« der gleichen Spezies. Die bestehende Lücke wird teilweise durch die Arbeit HOGBENS ausgefüllt. Der Verf. benutzte zu seinen Studien drei Gallwespen (*Cynips kollari*, *Rhodites rosae* und *Synergus rheinhardii*), eine Schlupfwespe (*Orthopelma luteolator*) und eine Ameise (*Lasius flava*).

Cynips kollari lebt auf Eichen und pflanzt sich ausschließlich parthenogenetisch fort, es existieren nur Weibchen. Mitosen in Epithel-, Nerven-, Follikelzellen usw. weisen 20 stäbchenförmige Chromosomen auf. Die gleiche Zahl findet man in den jungen, noch undifferenzierten Keimzellen, aus denen Follikel-, Nährzellen und Ovozyten hervorgehen. Ei- und Nährzellen zeigen die synaptischen Phänomene in gleicher Weise. Im Leptotänstadium bildet das Chromatin einen dichten Knäuel feiner, schwach färbbarer Fäden. Es schließt sich die Synizesis an, die im einzelnen sich nicht verfolgen läßt. Nach Auflockerung des synaptischen Knäuels ist zunächst ein kontinuierliches Spirem vorhanden, das sodann in einzelne Segmente zerfällt, insgesamt zehn, die haploide Zahl. Während nunmehr in den echten Ovozyten die chromatischen Fäden sich auflockern

und ihre Färbbarkeit verlieren, zerfallen sie in den zukünftigen Nährzellen in zahllose kleine Granula. Der diffuse Zustand des Chromatins in den Ovozyten wird während der ganzen Wachstumsperiode, d. h. bis zum Ende der Puppenruhe, beibehalten. Wenn das Ei das Maximum seiner Größe erreicht hat, treten wieder 20 Chromosomen auf, die diploide Zahl also. Die Chromosomen konjugieren paarweise. Es findet somit eine doppelte Konjugation statt, wie sie AGAR für *Lepidosiren* beschrieben hat. Während der Verf. die erste als Parallelkonjugation betrachtet (er schließt dies aus der beobachteten Längsspaltung der pachytänen Fäden), soll die zweite eine Endkonjugation sein. Die bivalenten Elemente weisen nach der zweiten Konjugation eine deutliche Querspalte auf. Zu einem sicheren Entscheid über die Art und Weise speziell der ersten Konjugation zu kommen, scheint mir bei der Kleinheit der chromatischen Elemente unmöglich zu sein. An die zweite Konjugation schließt sich eine abortive Mitose an, deren Bedeutung nicht ganz klar ist. Die bivalenten Chromosomen ordnen sich in einer Spindel an, werden (reduktionell) geteilt, die Tochterchromosomen rücken aber nun nicht an die Pole, sondern verschmelzen zu zwei kompakten Chromatinklumpen, die sich dann in einen vereinigen, welcher nach Wiederherstellung des Kernes als großer »Chromatinnukleolus« im Innern liegt, eine bei Hymenopteren des öfteren zu beobachtende Erscheinung. Die Vorgänge nach Ablage der Eier wurden nicht untersucht.

Rhodites rosae pflanzt sich ebenfalls rein parthenogenetisch fort. Männchen werden nur ganz selten gefunden. Die zytologischen Verhältnisse sind ähnlich wie bei *Cynips*, nur ist die diploide Chromosomenzahl 18. Die Chromosomen sind sehr klein. Auch hier beobachtete Verf. eine doppelte Konjugation sowie eine abortive Mitose. Die Reifungsprozesse wurden nicht untersucht. Diese Angaben stehen in scharfem Gegensatz zu denen von SCHLEIP, harmonieren indessen großenteils mit den älteren Angaben von HENKING. Nach SCHLEIP ist die normale Chromosomenzahl von *Rhodites rosae* etwa zwölf, es findet keine Pseudoreduktion statt, beide Reifungsteilungen sind Äquationsteilungen, im Furchungskern sind wieder etwa zwölf Chromosomen festzustellen. Nun hat allerdings SCHLEIP die Vorreifungsstadien nicht untersucht, das Fehlen einer Konjugation schließt er lediglich aus seinen Beobachtungen über den Reifungsprozeß. Wenn in der Tat eine Pseudoreduktion stattfindet und zwei Reifungsteilungen sich anschließen, so ist es sehr wahrscheinlich, daß eine Reduktion erfolgt. Da aber im Furchungskern sicher die Normalzahl vorhanden ist, so bliebe noch festzustellen, wie diese wiederhergestellt wird, ob etwa durch Wiedervereinigung des zweiten Richtungskörpers mit dem Eikern oder — was mir wahrscheinlicher ist — durch Verdoppelung der Chromosomenzahl im Furchungskern, wie sie HENKING angenommen hat. Da bisher kein Beweis für das Vorkommen einer solchen Verdoppelung der Chromosomenzahl bei natürlicher Parthenogenese erbracht ist, ist eine erneute Untersuchung des gesamten Chromosomenzyklus von *Rhodites rosae* dringend erforderlich.

Die Untersuchung von *Synergus rheinhardii* und *Orthopelma luteolator* führte im wesentlichen zu den gleichen Resultaten wie bei den erstgenannten Formen.

Lasius flava hat 24 Chromosomen diploid. Nach der Synizesis ist die haploide Zahl vorhanden. Die für die parasitischen Hymenopteren charakteristische zweite Konjugation und die abortive Mitose vor Ablage des Eies fehlen.

Weitere Beobachtungen des Verf. beziehen sich auf die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies und den Keimbahnkörper. Bei *Synergus* und *Formica* entstehen die ersteren aus Kernpartikeln. Es sind transitorische Gebilde. Die eingehenden Untersuchungen BUCHNERS über die akzessorischen Kerne sind dem Verf. noch unbekannt.

Der für manche Hymenopteren beschriebene Keimbahnkörper, auch Oosoma genannt, entsteht nicht, wie Silvestri und Hegner angenommen haben, aus dem Kern, sondern aus zytoplasmatischen, nicht mit Mitochondrien identischen Granulis.

Nachtsheim.

Metz, Ch. W. and Nonidez, J. F. Spermatogenesis in the fly, *Asilus sericeus.* Journ. of exper. Zool., Vol. 32, 1921, p. 164—185, with 2 plates (22 fig.).

Die umfassenden Vererbungsexperimente mit *Drosophila* lassen eine möglichst eingehende Durchforschung der Samen- und Eireifung der Dipteren als dringend erwünscht erscheinen. Nur so kann der Crossing-over-Theorie die zytologische Basis geschaffen werden, die ihr noch fast vollständig fehlt. Die bisherigen Untersuchungen über die Geschlechtszellenbildung der Dipteren beschäftigen sich nahezu ausschließlich mit den Geschlechtschromosomen, lassen aber die für die Morgansche Theorie so wichtige Wachstumsperiode unberücksichtigt. Die vorliegende Arbeit soll die erste einer Reihe von Untersuchungen sein, die speziell dieser Periode gewidmet sind. Es ergab sich, daß die Dipteren oder doch wenigstens gewisse Gruppen zum Studium der synaptischen Phänomene durchaus nicht so ungünstige Objekte sind, wie im allgemeinen angenommen wird. So liegen auch bei der von den Verff. zunächst untersuchten Spezies *Asilus sericeus* die Verhältnisse hinsichtlich der meisten Stadien ziemlich klar.

Die Spermatogonien von *Asilus* sind relativ groß, die der letzten Generation sind etwas kleiner, die Chromosomen in der Metaphase stärker zusammengedrängt. Wie es Miss Stevens und insbesondere der eine der Verf. für eine große Zahl von Dipteren bereits beschrieben haben, sind auch hier die homologen Chromosomen immer zu Paaren angeordnet. In den Prophasen sind die Paarlinge häufig so eng verbunden, daß der Eindruck erweckt wird, als seien es nur Einzelelemente. Insgesamt sind zehn Chromosomen in den Spermatogonien vorhanden, also fünf Paare, von denen das kleinste Paar wahrscheinlich die (morphologisch nicht differenten) Geschlechtschromosomen darstellt. Im Ruhekern sind die Chromosomen nicht getrennt nachweisbar.

Bei der letzten Spermatogonienteilung gehen die Chromosomen wieder paarweise an die Pole. In der Telophase ist die Dualität kaum noch erkennbar, man zählt fünf bivalente Chromosomen. In den jungen Spermatozyten verliert das Chromatin zunächst seine Färbbarkeit. Dieses Stadium, von den Verff. als Stadium *a* bezeichnet, entspricht dem frühen Ruhestadium der Spermatogonien. Außer dem kaum färbbaren Chromatin enthalten die Kerne einen kleinen Nukleolus. Die Tatsache, daß sich immer nur ganz wenige Zellen auf diesem Stadium befinden, weist darauf hin, daß es nur von kurzer Dauer ist. Sehr bald verdichtet sich das Chromatin wieder, es treten fünf Paar Chromosomen (Prochromosomen) auf, die gegenüber den Spermatogonienchromosomen nicht verändert sind. Die Kondensierung der Chromosomen schreitet rasch fort, das kleinste Paar ist in der Regel dem Nukleolus angeheftet. Dieses Stadium *b* ist der frühen Prophase der Spermatogonien gleichzusetzen.

Ein Vergleich dieser ersten Stadien der Spermatogenese von *Asilus* mit den entsprechenden Stadien bei *Oncopeltus* und anderen Insekten führt die Verff. zu dem Resultat, daß hier die Vorgänge im wesentlichen die gleichen sind, doch fehlt die für die Dipteren so charakteristische paarweise Anordnung der Chromosomen. Bei *Oncopeltus* und den andern Insekten ergeben die Prochrosomen des Stadiums *b* die leptotänen Fäden,

sodann folgt die Synapsis, es treten die pachytänen und diplotänen Fäden auf. Bei *Asilus* fehlen in der Spermatogenese die synaptischen Phänomene nahezu vollständig. Man beobachtet lediglich eine Polarisierung der fünf langsam sich verlängernden diplotänen Fäden gegen den Nukleolus, an den sie sich schließlich alle mit dem einen Ende anheften. Eine Umbiegung der Fäden zu Schleifen erfolgt nie. Auch das Leptotänstadium fehlt, die Doppelnatur der Fäden bleibt immer sehr deutlich. Dieses Stadium persistiert bis zur ersten Reifeteilung. An eine kurze Kontraktionsperiode schließt sich die Prophase an.

Die Spermatozytenteilungen bieten keine Besonderheiten. Als Doppelfäden (Dyaden) treten die fünf Chromosomen in die erste Teilung ein, die von den Verff. als Reduktionsteilung betrachtet wird. Bei der zweiten Teilung werden die fünf Einzelchromosomen längsgespalten.

Bei einer andern Spezies, *Asilus notatus*, ist der Prozeß im wesentlichen der gleiche, doch sind die im Anschluß an das Stadium *b* ablaufenden Vorgänge etwas komplizierter als bei *sericeus* und erinnern oberflächlich mehr an die bei den Hemipteren zu beobachtenden Phänomene; immerhin bleibt auch bei *notatus* das Diplotänstadium dauernd erhalten.

Eine derart einfache Spermatogenese ist für Tiere bisher nicht bekannt — wenn wir von den Fällen, wo infolge der haploiden Beschaffenheit der Männchen dis synaptischen Phänomene ausfallen, absehen —, hingegen liegen für Pflanzen ähnliche Beobachtungen vor, so z. B. von Overton an *Thalictrum* u. a. Hier sind die Chromosomen ebenfalls schon in den somatischen Zellen paarweise angeordnet, und wie bei *Asilus* bleibt das Chromatin in der Wachstumsperiode vor der Reifung in der Form kondensierter bivalenter Fäden erhalten.

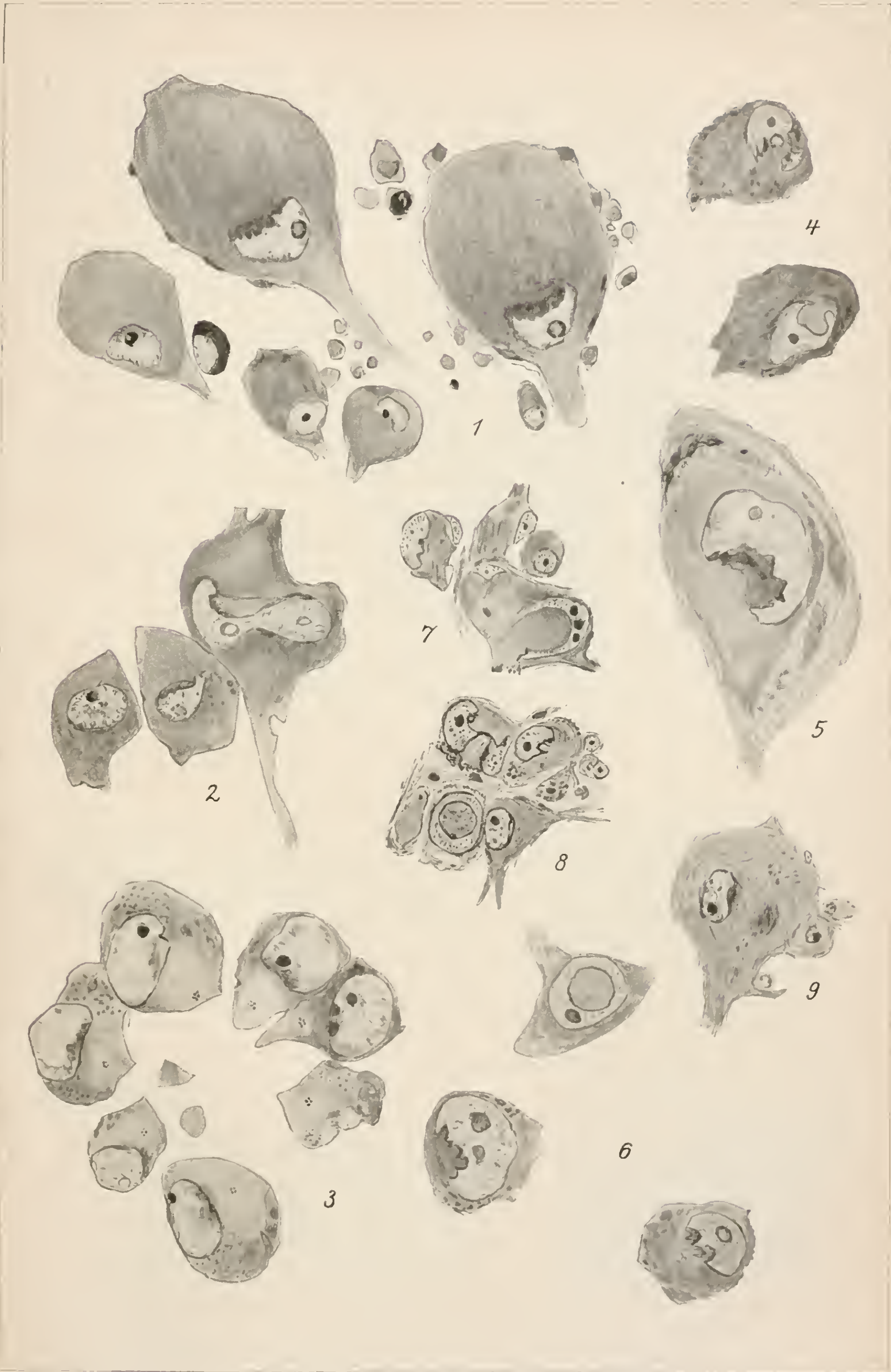
Was die Frage des Crossing-overs anbetrifft, so sind die vorliegenden Untersuchungen völlig negativ ausgefallen. Nichts spricht für das Vorkommen eines Austausches von Chromosomenteilen zwischen den homologen Elementen. Insofern wäre ja dieses Resultat völlig in Übereinstimmung mit den genetischen Ergebnissen an *Drosophila*, wo auch ein Austausch im männlichen Geschlecht fehlt. Aber die Verff. betonen ganz mit Recht, daß erst dann dieses Resultat einen Wert erhält, wenn eine Untersuchung der Ovogenese von *Asilus* Verschiedenheiten aufdeckt und Anhaltspunkte für einen Austausch beim Weibchen bietet.

Nachtsheim.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


a
b
1.
2.
z
n
b
3.
b
r
4.
d
d
5.
6.
7.
8.


1
2
3
4
5
6
7
8
9

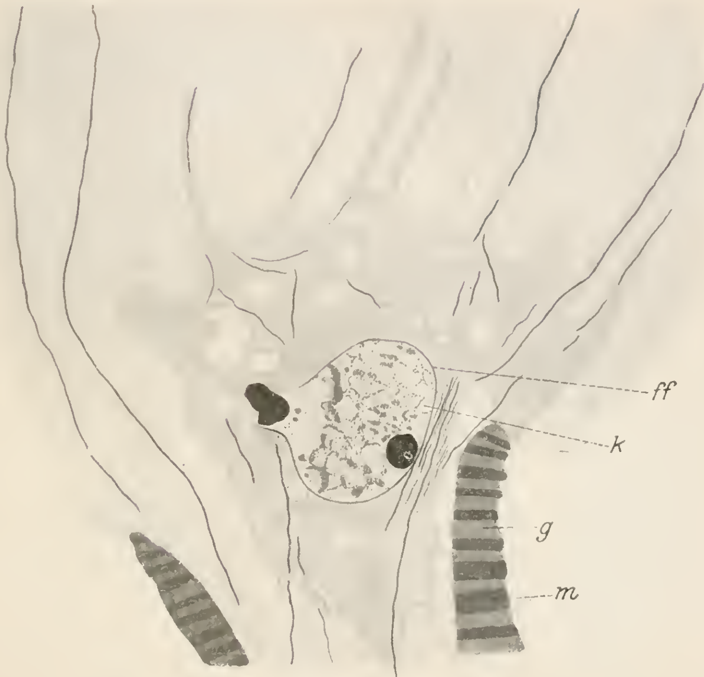


Fig. 1.

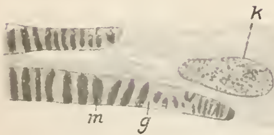


Fig. 2.





Fig. 3.

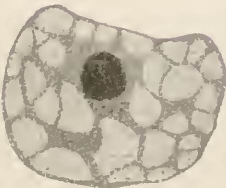


Fig. 4.

Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 10.



Fig. 9.

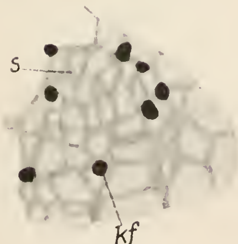


Fig. 8.

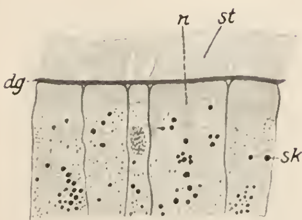


Fig. 12.

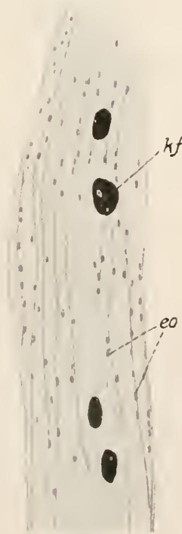


Fig. 11.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 16.

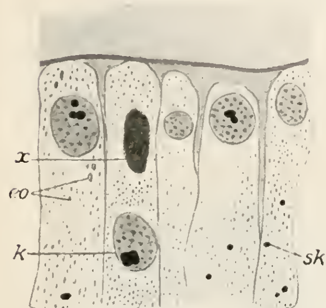


Fig. 15.



Fig. 20.



Fig. 18.

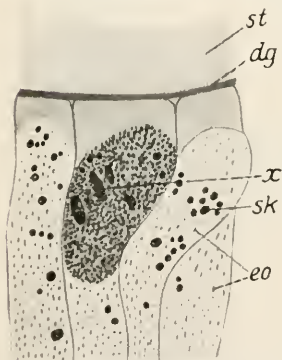


Fig. 17.

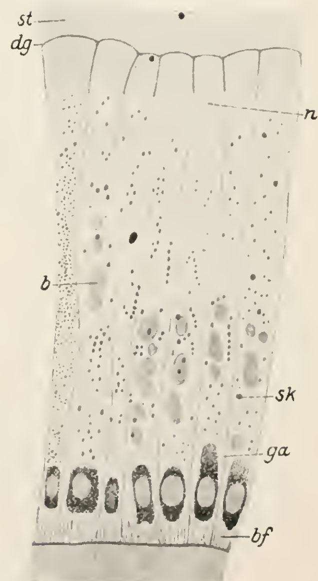


Fig. 22.


Fig. 21.

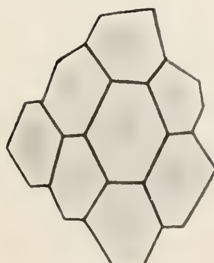

Fig. 19.


Fig. 23.



Fig. 24.

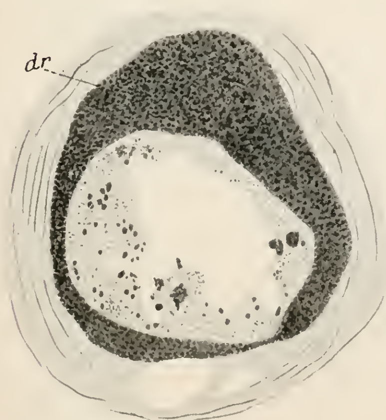


Fig. 27.

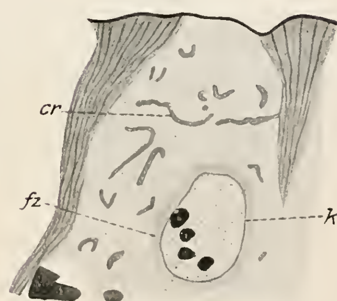


Fig. 25.



Fig. 28.



Fig. 26.

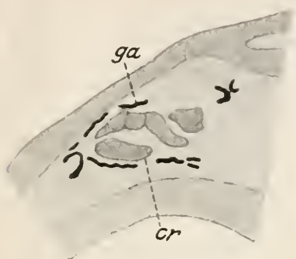


Fig. 29.



Fig. 32.



Fig. 30.

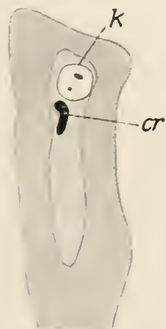


Fig. 31.

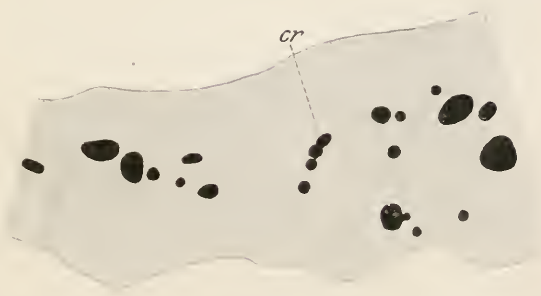


Fig. 33.



Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 36.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

